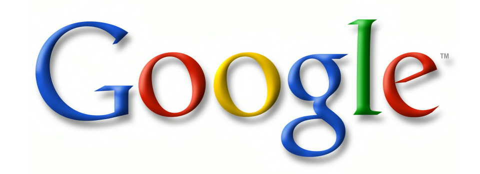




Archiv

für

Mikroskopische Anatomie

herausgegeben

von

v. la Valette St. George in Bonn

und

W. Waldeyer in Strassburg.

Fortsetzung von Max Schultze's Archiv für mikroskopische Anatomie.

Zweiundzwanzigster Band.

Mit 27 Tafeln und 17 Holzschnitten.

Bonn

Verlag von Max Cohen & Sohn (Fr. Cohen)

1883.

Inhalt.

Seite

Archiblast und Parablast.

Von

W. Waldeyer.

Hierzu ein Holzschnitt.

Die jüngst erschienene Arbeit von His: „Die Lehre vom Bindesubstanzkeim (Parablast). Rückblick nebst kritischer Besprechung einiger neuerer entwickelungsgeschichtlicher Arbeiten“, (Archiv für Anatomie und Physiologie, Anatomische Abth. 1882, p. 62) veranlasst mich, einem lang gehegten Vorhaben Ausführung zu leihen, und meine in den letzten Jahren gesammelten Erfahrungen und neugewonnenen Anschauungen über die embryonale Bindegewebs-, Blut- und Gefässentwickelung, sowie über das mittlere Keimblatt zu veröffentlichen. Wenn ich sage „veröffentlichen“, so ist damit nicht ausgedrückt, dass ich dieselben bisher nicht kundgegeben hätte: im Gegentheil, die Zuhörer meiner Vorlesungen über Entwickelungsgeschichte, Histogenese und allgemeine Anatomie sind eingehend und genau von dem, was ich über die genannten Probleme mir zu eigen gemacht habe, unterrichtet worden. Doch dürfte es bei der grossen Bedeutung der einschlägigen Fragen, die sich nunmehr durch die Arbeiten von His, Kölliker, Götte und den Brüdern Hertwig erheblich zugespitzt haben, an der Zeit sein, Anschauungen eine grössere Publicität zu geben, die vielleicht dazu beitragen mögen, die hervorgetretenen Gegensätze zu vermitteln und auf einzelnes bisher weniger Beachtete schärfer hinzuweisen, um es in den Kreis der Discussion zu ziehen.

Daneben veranlasst mich noch ein anderes Moment zu dieser Veröffentlichung: Einzelne von den Ansichten, welche in meinen früheren Schriften, namentlich über den Eierstock und über die

Entwickelung der Carcinome, mir maassgebend waren, vermag ich nicht mehr festzuhalten. Nun mag ich nicht gern noch als Gewährsmann für Meinungen gelten, die ich seit längerem schon nicht mehr theile, und dem wünschte ich hiermit zu begegnen. Begreiflich ist es, dass ich mit dieser Selbstberichtigung zögerte; denn man soll eine nach reiflicher Prüfung gewonnene Anschauung nicht voreilig aufgeben.

Sehen wir uns näher an, um was es sich handelt: In weiterer Ausbildung und Fortsetzung der Lehren Remak's, hat His in seinem bekannten Programm: „Die Häute und Höhlen des Körpers, Basel 1865", die Gewebe des normalen thierischen Organismus auf Grund ihrer Entwickelung schärfer zu umgrenzen gesucht. Gleichzeitig erschien Thiersch' treffliches Buch über den Epithelialkrebs und schlug auf pathologischem Gebiete dieselbe Saite an. Ich glaube nicht zu irren, wenn ich von dieser Zeit her eine lebhaftere Führung des Kampfes um die Specificität der Gewebe datire, welche eine der am meisten discutirten Fragen im Gebiete der allgemeinen Anatomie und Entwickelungsgeschichte geworden ist, und weit auch in das Gebiet pathologisch-anatomischer Untersuchungen hineinreicht. Die Histogenese trat mehr und mehr in den Platz, der ihr gebührt und man sah ein, dass eine richtige Auffassung der Gewebe irgend eines anatomischen Gebildes nur auf Grund ihrer Entwickelungsgeschichte gewonnen werden könne.

In der That war auch nichts mehr geeignet in dieser Beziehung Wandel zu schaffen, als der von His geführte Nachweis, dass nicht alle zelligen Bekleidungen freier Oberflächen unter der gemeinsamen Bezeichnung „Epithelien" in einen Topf zu werfen seien, wenn man einmal das Kriterium der Entwickelungsgeschichte walten lassen wollte. Damit wurde dem Bindegewebe ein neues Gebiet erobert; die Frage, was Bindegewebe sei oder nicht, musste jetzt viel präciser gestellt und mit anderen Hülfsmitteln, als bisher, beantwortet werden.

Gewann hiermit die Bindesubstanz an Terrain, so verlor sie es auf der anderen Seite durch Thiersch' genanntes Werk. Durch Virchow's Arbeiten waren die Bindesubstanzgewebe auf pathologischem Gebiete zu einer dominirenden Stellung gelangt, welche sie auch noch heute — und mit Recht — behaupten. So waren die Epithelien im natürlichen Gange der Dinge ein wenig in den Hintergrund gekommen, wie die zahlreichen Veröffent-

lichungen auf dem Gebiete der Lehre von den Neubildungen und der Gewebsregeneration in den letzten drei Jahrzehnten klar erweisen. Diesen Arbeiten nach zu urtheilen, gab es nicht ein Gewebe des Körpers, nicht ein Neoplasma, welches nicht frisch, frei und froh aus Bindegewebszellen und Leucocyten — diesen „Allerweltszellen" möchte man fast sagen — wäre abgeleitet worden. Seit Thiersch für eine Gruppe der fraglos wichtigsten aller Neubildungen einen epithelialen Ursprung nachwies, begann das Blatt sich zu wenden und auch die Epithelien kamen wieder zu Recht. So befinden wir uns denn zur Zeit im histologischen Gleichgewicht; aber ein histogenetisches Concert ist darum noch lange nicht hergestellt. Denn, wenn es sich darum handelt, den embryonalen Ursprung der Epithelien einer-, der Bindesubstanzen andererseits anzugeben, so stossen wir auf scharfe Widersprüche.

His hat in unermüdlicher Thätigkeit seine Lehre consequent weiter zu begründen und auszubilden gesucht. Sein Standpunct, wie er ihn in seiner Monographie über das Hühnchen und im „Parablast" — so werde ich im Folgenden seine neueste Schrift kurz anführen — dargelegt hat, ist folgender:

Im Wirbelthierkörper — die Untersuchungen von His beziehen sich nur auf diesen, doch ist His, wie aus mehreren Angaben im „Parablast" hervorgeht, der Ansicht, dass das Nachstehende auch für die Wirbellosen Geltung habe — sind zwei völlig differente Gewebsgruppen zu unterscheiden: die archiblastischen und die parablastischen Gewebe. Die archiblastischen Gewebe umfassen: Epithel-, Muskel- und Nervengewebe; dabei werden zum Epithelgewebe auch die secernirenden zelligen Elemente der ächten Drüsen gezählt, zum Muskelgewebe sämmtliche contractile Elemente der glatten und quergestreiften Muskeln, zum Nervengewebe nicht nur die Nervenzellen und Nervenfasern, sondern auch die Neuroglia Virchow's und die Neurepithelien. Alle übrigen Gewebe des Körpers zählen als parablastische: Blut und die sämmtlichen Bindesubstanzgewebe, d. i. fibrilläres Bindegewebe, Fettbindegewebe, pigmentirtes Bindegewebe, Knorpel, Knochen, Zahnbein, Cement, adenoide Bindesubstanz mit den von ihr gebildeten drüsenähnlichen Gebilden (Milz, Lymphdrüsen und Thymus). Ferner gehören hierher die Leucocyten und die Endothelien. Unter letzteren versteht man bekanntlich, seit der oben erwähnten Veröffentlichung von His (1865), continuirliche Beklei-

dungen freier Körperflächen mittelst (abgeplatteter) Bindegewebszellen. Speciell werden von His zu den Endothelien gezählt (Parablast, p. 97): die zelligen Ueberzüge der serösen Höhlen, der Gefässräume und der Gelenkhöhlen. Der Grund zur Trennung dieser beiden Gewebsgruppen ist für His vorzugsweise ein entwickelungsgeschichtlicher. His argumentirt hier folgender Weise:

Wenn die aus der Furchung des Keimes hervorgegangenen Zellen sich zu den drei bekannten Keimblättern: Epiblast, Mesoblast und Hypoblast, gruppirt haben, so sind mit diesen Keimblättern nur die archiblastischen Gewebsanlagen gegeben. Verfolgt man nämlich Schritt für Schritt die weitere Entwickelung der genannten Keimblattanlagen, so überzeugt man sich, dass der Epiblast einzig und allein in die Anlage der Epidermis, der von ihr aus gebildeten ächten Drüsen und in einen Theil des Epithels des Verdauungstractus sowie in das Nervensystem sich umwandelt; der Hypoblast lässt sich in derselben Weise zum übrigen Epithel des Verdauungstracts und der dazu gehörigen Drüsen verfolgen, während man aus dem Mesoblasten, wie er zur Zeit seiner ersten Anlage, von der hier die Rede ist, besteht, ausschliesslich die glatten und quergestreiften Muskeln, sowie die epithelialen Bestandtheile des Urogenitaltractus hervorgehen sieht. Freilich gibt der Mesoblast auch die primitive Auskleidung des Clöoms (der Seitenplattenspalte) ab; doch ist dies nur ein vorübergehender Zustand, und nach der Meinung von His, s. w. u., tritt später eine andere, bindegewebige Auskleidung des serösen Raumes an die Stelle der primären, welche nur Muskeln und Epithelien liefern soll. Man kann also — nach His — sich durch die directe Beobachtung der successive einander folgenden Entwickelungsstadien davon überzeugen, dass diejenige Summe von Zellen einer Embryonalanlage, welche unmittelbar nach Bildung der drei Keimblätter gegeben ist, nur Deck- und Drüsenepithelien, Muskeln und Nervengewebe liefert. Diese Zellen sind aber ein directes Product der Furchung des Eies und stehen so in einem näheren Zusammenhange; His fasst daher sie und ihre Derivate in eine grosse Gruppe, die der archiblastischen Zellen und Gewebe, zusammen.

Von Blut- und Bindesubstanz-Anlagen ist zu dieser Periode der Entwicklung noch keine Spur wahrzunehmen, und es entsteht die Frage, woher diese Gewebsanlagen stammen? His

gelangt auf Grund zahlreicher Untersuchungen an Teleostier- und Vogelembryonen zu folgender Beantwortung derselben:

Blut und Bindesubstanzgewebe entwickeln sich in einem späteren Stadium ausserhalb des Bereiches der ersten Embryonal-Anlage, und zwar aus den Elementen des sogenannten Nebendotters (weissen Dotters). Aus den weissen Dotterelementen, wie sie vornehmlich das Vogelei zeigt, entstehen Zellen vom Character der Leucocyten (amöboide Zellen); diese wandern von allen Seiten her in die vorhin erwähnte, früher entstandene archiblastische Keim-Anlage hinein und siedeln sich hauptsächlich in den Spalten und Lücken an, welche zwischen den schon vorhandenen Keimblättern sich befinden. Sobald diese wandernden Zellen sesshaft geworden sind, wachsen sie z. Th. zu sternförmigen Gebilden aus, die mittelst ihrer Fortsätze untereinander zusammenhängen und die erste noch indifferente Anlage der Bindesubstanz des Organismus darstellen; diese Zellen bilden auch die ersten Gefässwandungen. Ein anderer Theil der Leucocyten bleibt als solche bestehen, endlich andere wandeln sich zu rothen Blutkörperchen um. Das geschilderte indifferente sternzellige Bildungsgewebe sammt den Leucocyten vermehrt sich noch eine Zeit lang durch neuen Bezug vom weissen Dotter her, später aber durch fortwährende Theilung der einmal entstandenen Elemente. Die in Rede stehenden Zellen dringen, nach Ausfüllung der Lücken und Spalten zwischen den archiblastischen Gewebsanlagen, später auch in diese, d. h. in die Keimblätter selbst ein und mengen sich den Zellen derselben bei. Namentlich ist es der archiblastische Mesoblast, welcher die grösste Invasion der neu auftretenden Zellen zu erleiden hat, so dass hier bald die verschiedenen Gewebsanlagen in kaum zu entwirrender Weise gemengt werden.

So weit es nun möglich ist, dieses anfangs indifferente sternzellige und leucocytäre Gewebe in seiner weiteren Ausbildung zu verfolgen, gewahrt man, dass dasselbe nur in die genannten Gebilde des Blutes, der primären Gefässwandungen und der Bindesubstanz übergeht. Niemals sieht man eine Epithelzelle einen Axencylinder, eine Ganglienzelle, oder eine Muskelfaser daraus hervorgehen. Besonders beachtenswerth ist die Angabe von His, dass diese leucocytären Zellen auch die definitive Auskleidung der zum Cölom gehörigen Körperhöhlen liefern. Es sollen

sich nämlich Leucocyten durch die anfangs, wie wir sahen, vom archiblastischen Mesoblasten gebildete zellige Wand des primären Coelom's hindurchdrängen, dann sich an der freien Oberfläche des Coelomspaltes ansiedeln, sich abplatten und so eine neue Wandbekleidung dieses Spaltes liefern, welche die frühere überdeckt. Wie erwähnt, nennt nun His platte Deckzellen freier Körperflächen solchen (leucocytären) Ursprungs „Endothelien" und so wird auf diese Weise das anfangs archiblastische epitheliale Coelom später ein bindegewebiger (endothelialer) Spaltraum.

Alle diese genannten Gewebs-Bildungen haben somit wieder eine gleiche Quelle, den weissen Dotter, und zunächst die aus diesem hervorgehenden embryonalen Leucocyten; diese Quelle ist aber ganz verschieden von der der archiblastischen Gewebe; der Furchungsprocess hat mit dieser Quelle nichts zu thun, ihre Producte erscheinen später und schieben sich zwischen die bereits angelegten archiblastischen Bildungen ein, welche gewissermassen den primären Grundstock des Embryo darstellen. His fasst daher diese ebenfalls aus einer gemeinsamen, aber von der archiblastischen verschiedenen Quelle stammenden Zellen und Gewebe in eine grosse Gruppe zusammen: die der parablastischen Bildungen.

Die His'sche Lehre vom Archiblast und Parablast schafft eine tiefe Kluft zwischen den Blut-Bindesubstanzen einer- und den Myo-Neuro-Epithelgeweben andererseits. Bleiben wir zur Vereinfachung der Sache zunächst beim meroblastischen Vogelei mit reichlichem Nahrungsdotter stehen, so ist hier nach der Darstellung von His besonders klar und leicht die verschiedene Grundlage des Archiblasten und des Parablasten zu erkennen. Für den ersteren ist sie das, was sich beim Vogeleie furcht, also der scheinbar vom Dotter völlig getrennte kleine protoplasmatische „Eikeim" (Stricker), für den letzteren der Dotter, und zwar der sogenannte weisse Dotter, welcher von fast allen übrigen Embryologen als reines Nahrungsmaterial betrachtet worden ist [1]). His hat aber

---

1) Einzelne, wie Balfour und Götte, machen eine Ausnahme. Ersterer hat in einer früheren Mittheilung: The development and growth of the layers of the Blastoderm, Quart. Journ. of microsc. Sc. Vol. XIII. 1873, die Ansicht vertreten, dass beim Hühnchen die weissen Dotterkugeln sich direct in Hypoblastzellen umwandelten. Neuerdings spricht er sich viel

durch seine weiteren Auseinandersetzungen (s. seine Monographie über die Entwickelung des Hühnchens) die Kluft noch vertieft und völlig unausfüllbar gemacht. Indem er der Bildung des Vogeleies nachgeht, kommt er zu der Ueberzeugung, dass der Keim desselben aus einer Keimzelle des Ovariums, welche epithelialer, also archiblastischer Natur ist, hervorgehe, dass aber der weisse Dotter (so wie der gelbe) aus Leucocyten, i. e. aus bindegewebigem (parablastischem) Material sich bilde. So stecken also schon in dem Ei die beiden disparaten Gewebselemente, aus denen jeglicher Organismus sich aufbaut, darin, und, wenn das Ei zur Entwickelung kommt, liefert der archiblastische „Keim" wieder die archiblastischen, der parablastische weisse Dotter wieder die parablastischen Gewebselemente. Sonach bleiben dieselben in der ganzen Reihe der aufeinanderfolgenden Geschöpfe für immer getrennt und haben nur räumliche, keinesfalls genetische Gemeinschaft miteinander [1]).

---

weniger bestimmt aus (Vergl. Embryologie, übersetzt von Vetter, Bd. II, p. 144 seqq.) — Götte kann nur insofern hierher gerechnet werden, als er bekanntlich keinen scharfen Unterschied zwischen Bildungs- und Nahrungsdotter annimmt und den Furchungsprocess auch auf den von den Autoren so genannten Nahrungsdotter übergreifen lässt. S. dies. Archiv X. p. 145. Ich komme später hierauf zurück.

1) Vergl. a) His, Untersuchungen über die erste Anlage des Wirbelthierleibes. Die erste Entwickelung des Hühnchens im Ei. Leipzig, 1868. pag. 24—36, ferner p. 38—42, p. 74—76, p. 95—102, p. 175 ff., p. 195—203. — b) His. Untersuchungen über das Ei und die Ei-Entwickelung bei Knochenfischen, Leipzig 1873. S. besonders die pag. 37 unter Nr. 2 und 3 ausgesprochenen Sätze. — c) Lindgreen, Hj., Ueber das Vorhandensein von wirklichen Porenkanälchen in der Zona pellucida des Säugethiereies und über die von Zeit zu Zeit stattfindende Einwanderung der Granulosazellen in das Ei. Arch. für Anatomie und Entwickelungsgeschichte, herausg. v. W. His und W. Braune, 1877, p. 334. — In dieser, in His' Laboratorium entstandenen Arbeit findet sich p. 370 ff. eine Darstellung der His'schen Lehre vom Parablast, welche Lindgreen nach seinen Befunden geneigt ist, auch auf das Säugethier-Ei zu übertragen.

In seinen beiden neuesten Arbeiten: Der Keimwall des Hühnereies und die Entstehung parablastischer Zellen, Zeitschr. f. Anat. und Entwicklungsgesch. I, 1876, pag. 274 ff., und „Parablast", geht His des Näheren auf die Herkunft der weissen Dotterelemente nicht ein, betont aber nach wie vor die Abstammung der parablastischen Zellen von den weissen Dotterelementen. S. weiter unten.

Die Consequenzen dieser ebenso kühnen wie bestechenden Lehre sind für jegliche anatomische, pathologisch-anatomische, vergleichend-anatomische und embryologische Untersuchung hoch bedeutungsvoll; es ist hier jedoch nicht der Ort, dieselben näher zu erörtern; vielmehr ist zu prüfen, ob und in wie weit wir diesen Anschauungen zustimmen können. Dabei ergeben sich naturgemäss folgende Fragen:

1) Stammt das Blut-Bindegewebe (der Parablast) aus einer anderen Quelle als die archiblastischen, vom gefurchten Keim ableitbaren Keimblätter, bezw. deren Derivate?

2) Welches ist diese Quelle? Ist sie (bei den meroblastischen Eiern) im weissen Dotter (Nebendotter) zu suchen?

3) Ist die Entstehung des weissen Dotters (bezw. des Nebendotters) auf Leucocyten (d. h. parablastische Zellen) zurückzuführen, und gibt es im unbebrüteten Nebendotter Elemente, welche den morphologischen Werth von Zellen haben?

Ich ziehe es vor, in erster Linie an die nach dem Typus des Vogeleies geformten meroblastischen Vertebraten-Eier mit reichlichem Nahrungsdotter (Vögel, Reptilien, Selachier, Knochenfische) mich zu halten, sowie zunächst nur die Angaben von His zu berücksichtigen, um nicht zu viele Dinge gleichzeitig in der Darstellung handhaben zu müssen. Die Verhältnisse der holoblastischen Eier sollen später in einem besonderen 4ten Abschnitte abgehandelt werden. Diesem folgt ein fünfter, welcher die Eier der Evertebraten berührt, sowie eine Zusammenfassung der Ergebnisse nebst einer Besprechung der ausser His' Schriften hierhergehörigen Literatur liefert. Den Schluss bilden 6) eine Eintheilung und kurze Characteristik der thierischen Gewebe und 7) die Darlegung meiner Auffassung des mittleren Keimblattes.

I.

Was die erste Frage anlangt, so stelle ich mich in einem gewissen Sinne, dessen nähere Bestimmung sich später von selbst ergeben wird, auf die Seite von His. Ich habe daher auch nicht viele Worte darüber zu verlieren. So weit meine Erfahrungen — besonders an Teleostier-, Reptilien-, Vogel- und Säugethier-Embryonen —

reichen, kann ich keinem Zweifel darüber Raum geben, dass die unmittelbar aus dem gefurchten Keime abstammenden Zellen, soweit sie sich an der Bildung der drei primären Keimblätter, die zunächst auf das Furchungsstadium folgen, betheiligen, nur den epithelialen, musculären und neuralen Geweben zum Ursprunge dienen. Ich müsste, um meine Beweisgründe anzuführen, genau dasselbe wiederholen, was His eingehend erörtert hat und was ich vorhin in Kürze wiedergegeben habe. Sowohl der Verfolg des primären Epiblasten, Hypoblasten und Mesoblasten bei weiter fortschreitender Differenzirung und Entwickelung der Keimblätter, als auch die ersten Spuren, die man vom Blute und solchen Anlagen, die unzweifelhaft als bindegewebige angesehen werden müssen, wahrnehmen kann, sprechen mit grosser Entschiedenheit dafür, dass die von His als parablastisch bezeichneten Gewebe örtlich wie zeitlich in anderer Weise in die Erscheinung treten, und dass sie auch in einer anderen Art aus dem Eie hervorgehen, wie das gefurchte Material. Wie das geschehe, und ob man denn im strengsten Wortsinne von einer anderen Quelle reden dürfe, ergibt sich unmittelbar aus der Beantwortung der weiteren Puncte. Ich wende mich daher sofort zur zweiten Frage.

II.

Welches ist die Quelle der Blut-Bindesubstanzen? Ist sie im weissen Dotter (Nebendotter) zu suchen? In Beantwortung dieser Frage weiche ich von His ab. His sucht die Quelle ausserhalb des Eikeimes im weissen Dotter (Nebendotter), allgemeiner gesprochen, also in einem Bestandtheile des Eies, der, wie gesagt, bisher von fast allen Embryologen als ein einfacher Nahrungsstoff für den werdenden Embryo angesehen worden ist. Ich muss mich ebenfalls zu der Ansicht bekennen, dass der Nebendotter, der weisse sowohl wie der gelbe, ein reiner Nahrungsdotter sei und formativ nichts zur Bildung des Blut- und Bindesubstanzgewebes beitrage. Wenn nun aber die Blut-Bindesubstanzanlage weder aus dem der Furchung unterliegenden Keime, noch aus dem Nebendotter stammt, woher nimmt sie dann ihren Ursprung?

Wir müssen zur Erledigung dieser Frage auf die Bildungsgeschichte des Eies zurückgreifen: Bekanntlich sind die jüngsten Eier der meisten Thiere einfache, durch stärkeres Wachsthum ausgezeichnete Zellen des Keimepithels. — Es macht nichts wesentliches

aus, wenn es, wie Götte[1]), Balfour[2]) und Seeliger[3]) angeben, häufig zu einer Verschmelzung von zwei und mehr primitiven Eizellen kommen soll; dadurch würde kein neues Element in die Eiconstitution hineinkommen. Auch lassen sich diese Vorgänge mit Weismann[4]) ungezwungen so deuten, dass nur eine der betreffenden Zellen eine Eizelle, die übrigen, mit ihr verschmelzenden, sogenannte „Nährzellen“ repräsentiren, auf deren Kosten die Eizelle wächst und Dotter bildet. Oft genug erhält man übrigens Bilder, die es wahrscheinlich machen, dass auch eine einfache Keimepithelzelle zu einer definitiven fertigen Eizelle auswachsen und ausreifen kann. Sobald eine Keimepithelzelle sich durch Form, Grösse und sonstigen Habitus unter ihren Nachbaren derart auszeichnet, dass man in ihr ein werdendes Ei zu erkennen vermag, nennen wir sie „Primordial-Ei“[5]). Ein solches Primordial-Ei besteht nur aus hüllenlosem Protoplasma, Kern und Kernkörperchen. Im weiteren Verlaufe der Dinge gelangen nun bekanntlich die Primordial-Eier in das Innere sogenannter Graaff'scher Follikel und wachsen dort zu reifen Eiern heran. Dabei müssen, wenn wir zunächst wiederum nur das Vogel-Ei im Auge haben, zwei Dinge unterschieden werden: Einmal vermehrt sich das Protoplasma der primordialen Eizelle, sowie auch deren Kernsubstanz, das Keimbläschen wächst; dann aber treten zu diesen beiden Bestandtheilen neue hinzu, die weder Protoplasma noch Kernsubstanz werden, sondern als organisches Material in und um das ursprüngliche Eiprotoplasma sich ablagern, ohne sich mit diesem zu assimiliren: es ist das der Dotter, von dem man im Vogelei nach der Farbe eine gelbe und weisse Modification unterscheidet. Das Eiprotoplasma ist vollkommen

---

1) Götte, A., Entwickelungsgeschichte der Unke. p. 12 seqq.

2) Balfour, F. M., On the structure and development of the Vertebrate ovary. Quart. Journ. microsc. Sc. Vol. XVIII. New Ser. p. 384.

3) Seeliger: Zur Entwickelungsgeschichte der Ascidien. Wiener akad. Sitzungsber. 85. Bd., math.-naturw. Klasse. Abth. I. p. 361.

4) Weismann, A., Zur Naturgeschichte der Daphniden I. Zeitschrift für wissenschaftl. Zool. Bd. 27. p. 1.

5) Ich sehe hier von der Theorie Nussbaum's, dieses Arch. XVIII. p. 1. seqq.. der zu Folge die jungen Eizellen als Zellen sui generis (Geschlechtszellen) präformirt seien, ab; sie ist für die folgende Darstellung auch ohne Einfluss. — Seeliger, der Nussbaums Arbeit nicht gekannt zu haben scheint, bekennt sich zu ähnlichen, alle Beachtung verdienenden Anschauungen.

lebendige organisirte Substanz; dasselbe vermag sua sponte passendes Material aufzunehmen und sich zu assimiliren, wodurch es wächst, aber in sich dabei gleichartig bleibt. Anders ist es mit dem Dotter; dieser ist zwar organisches Material, aber er wird, wie bemerkt, nicht vom Protoplasma der ursprünglichen Eizelle assimilirt, sondern bleibt für sich im Allgemeinen in der Art und Form, wie er der Eizelle zugeführt wurde, neben dem Eiprotoplasma (Keim) bestehen. Er hat keine eigene Lebensfähigkeit. Höchstens können chemische Veränderungen an ihm vorgehen, oder grössere Dotterpartikel können in kleinere zerfallen. Es ist für unsere Betrachtung hierbei zunächst gleichgültig, aus welcher Quelle der Dotter (Nebendotter, Nahrungsdotter) stammt, ob derselbe, wie ich annehme, dem Primordialeie von aussen zugeführt wird — etwa als Secret des Follikelepithels — oder ob er ein Product des Eiprotoplasmas ist, eine endogene Bildung. Im ersteren Falle wird er niemals integrirender Bestandtheil dieses Protoplasmas, im zweiten scheidet er aus dessen Verbande aus. Er nimmt dann eben so wenig mehr an den weiteren Thätigkeiten des Protoplasmas activen Antheil, als etwa das in Pflanzenzellen ausgeschiedene Stärkemehl.

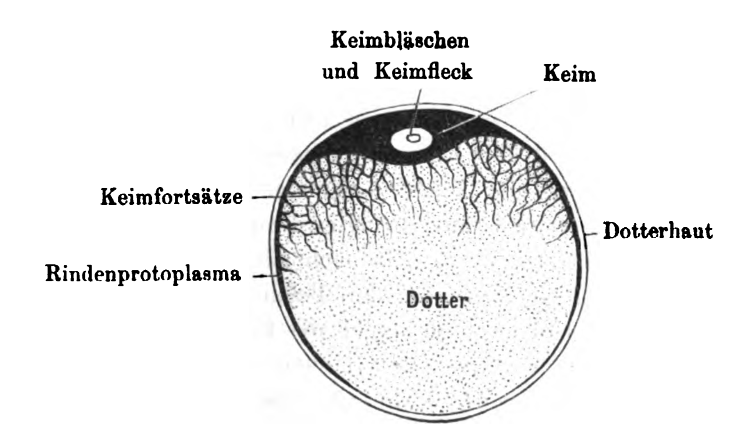
Nach meinem Dafürhalten stellt man sich das Verhalten des Dotters zum Eiprotoplasma (Keim) am besten so vor, dass derselbe in den Keim in Form kleiner Partikel eindringt, bezw. abgelagert wird, wie feinverriebene Tusche- oder Zinnoberpartikelchen in das Innere des Protoplasmaleibes fast aller thierischer Zellen aufgenommen werden können. Wir bekommen an der Hand dieses Vergleiches ein treues Bild sowohl der Entstehung der dotterreichen meroblastischen Eier, als auch der Vorgänge, wie sie sich bei der Entwickelung des Eies, insbesondere bei der Furchung, abspielen.

Die Aufnahme von Material aus dem Nahrungsdotter Seitens des Keimes zum Zwecke der Assimilation, wenn sie überhaupt vorkommt, ist jedenfalls nur eine beschränkte; das Eiprotoplasma wächst über ein relativ geringes Grössenmaas nicht hinaus. Viel weiter geht die Aufspeicherung des nicht zur Assimilation kommenden Nahrungsmateriales (Dotters) im Inneren des Eiprotoplasma's, wodurch letzteres ausgedehnt, gleichsam aufgebläht wird. Halten wir fest an dem Bilde einer mit Tuschekörnchen gefütterten Zelle, so wird der ganze Process der Aufnahme des Nahrungsdotters sich folgendermassen gestalten: Die ersten Partikel des zugeführten, nicht zur Assimilation ge-

langenden Nahrungsmateriales lagern sich inmitten des Protoplasmas der Eizelle ab, ohne deren ganzen Habitus wesentlich zu ändern; ein solches Ei mit wenig eingelagertem fremden Material wird noch den Eindruck einer gewöhnlichen einfachen, aber körnerreichen Zelle machen. Das Bild ändert sich indessen mit fortschreitender Aufspeicherung solchen nicht assimilirten Materials. Die Eizelle wird an Umfang zunehmen, ihr Protoplasma mit dem Kern — hier haben wir in der Bildung der Fettzelle ein sprechendes Beispiel — wird zum grössten Theile nach einer Seite gedrängt werden, während das Nahrungsmaterial (Dotter) sich am entgegengesetzten Pole anhäuft. Das an die Seite gedrängte, den Kern zunächst umgebende Protoplasma ist nun das, was wir mit Stricker „Keim" der reifen Eizelle nennen. Da aber die Ablagerung des Dotters in das Innere des ursprünglichen Eiprotoplasmas geschieht, so wird letzteres zugleich auch allseitig nach der Peripherie verschoben und es wird immer um den Dotter eine dünne Protoplasmarinde gelagert bleiben, welche Alles einschliesst und in den rundlichen oder linsenförmigen Keim übergeht. Genau so ist es ja auch bei der Fettzellenbildung.

Damit ist aber alles Wichtige noch nicht erschöpft. Denken wir uns den Vorgang der Bildung der meroblastischen Eier in der geschilderten Weise ablaufen, so kann das Eiprotoplasma nicht einzig und allein auf die Stelle des Keimes, i. e. perinucleär, und auf eine dünne Rindenschicht beschränkt sein; es muss auch noch in Form zarter, netzförmig zusammenhängender Fortsätze, die von Keim und Rinde ausgehen, mehr oder weniger tief zwischen die Dotter-Elemente eindringen. Mit anderen Worten: In einem meroblastischen dotterreichen Eie sind Eiprotoplasma und Dotter räumlich nicht scharf von einander geschieden, sondern in folgender Weise unter gegenseitiger Durchdringung angeordnet: 1) Findet sich eine grössere Ansammlung mehr oder weniger unvermischten Protoplasmas perinucleär an einem Eipole (Keimpol) in Form eines rundlichen oder linsenförmigen Körpers, dieses ist der Keim (wir werden diese Partie in Zukunft immer so bezeichnen), 2) geht von den sich allmählich zuschärfenden Keimrändern eine dünne Schale von Protoplasma wie eine zarte Rinde um den ganzen Ei-Rest herum, 3) findet sich eine grössere Anhäufung fast reinen Dotters am zweiten Eipole (Dotterpol) gegenüber dem Keim, 4) gehen von der unteren, dem Dotter zugekehrten Fläche des Keimes,

so wie auch von der Rinde, zahlreiche feine Protoplasmafortsätze aus, die ein zartes Maschenwerk bilden, in welches Dotterelemente eingelagert sind. Diese Fortsätze erstrecken sich ziemlich tief in den Dotter hinein, sind am stärksten, mit engeren Maschen in der Nähe des Keimes, namentlich an dessen Rande, und werden um so feiner, mit weiteren Maschen, je tiefer sie in den Dotter eintauchen. Ich bezeichne im Folgenden diese Fortsätze als „Keimfortsätze." Man kann sich von dem geschilderten Verhalten an feinen gut tingirten Schnitten durch die Eier von Vögeln, Reptilien und Teleostiern überzeugen und verweise ich in dieser Beziehung namentlich auch auf die Angaben von Balfour und Alex. Schultz für Selachier, s. w. unten. — Der hier beigegebene Holzschnitt gibt das Schema eines meroblastischen Eies, wie ich es nach meinen Befunden mir vorstellen muss.



Schema eines meroblastischen Eies. (Die Dotterhaut ist, um sie in der Figur hervortreten zu lassen, in einem kleinen Abstande von dem Rindenprotoplasma gezeichnet.)

Dieses wichtige, bislang, wie mich bedünkt, namentlich bezüglich der Keimfortsätze noch nicht hinreichend gewürdigte Structur-Verhältniss kommt für den Ablauf des Furchungsprocesses in erster Linie in Betracht, und gibt den Schlüssel zur richtigen Erlkärung der verschiedenen Furchungsformen, so wie zum Verständniss der Trennung archiblastischer und parablastischer Embryonal-Anlagen. — Hierzu kommt noch ein

Moment: Die active Theilungsfähigkeit ist die vornehmste, am meisten characteristische Eigenschaft des lebenden Zellprotoplasmas. Wir kennen in der ganzen organischen Welt kein Beispiel, dass etwas anderes als lebendes Zellprotoplasma oder lebende Kerne sich in der Weise theilen könnte, dass daraus neue lebende Zellen mit Kernen hervorgingen. — Alle Erscheinungen der Eifurchung, und ich mache besonders auf die karyokinetischen Figuren aufmerksam, lehren aber, dass die Furchung des Eies mit einer Zelltheilung sich vollkommen deckt. Deshalb darf man auch unbedenklich den Rückschluss machen, dass dasjenige, was die Furchung des Eies eingeht, activ die Furchung einleitet, das Protoplasma des Eies sammt dem Eikern sei.

Denken wir uns nun ein meroblastisches Ei wie das des Huhnes, was wird bei der Furchung geschehen müssen, wenn wir die vorhin geschilderte Vertheilung von Eiprotoplasma und Dotter berücksichtigen und dabei als unanfechtbaren Grundsatz festhalten, dass die Furchung, bezw. Theilung, nur vom Protoplasma ausgeht? Zunächst wird der Theil des Protoplasmas der Eizelle sich theilen, welchen wir als „Keim" bezeichnet haben. Er stellt ein fast vollkommen reines, unvermengtes Protoplasma dar und umgibt zunächst den Kern, welcher ja nach allen neueren Erfahrungen eine so hervorragende Rolle bei der Theilung spielt. Ziehen wir das Ergebniss aus den Schilderungen des Furchungsprocesses, wie sie für meroblastische Eier durch Coste, Remak, Oellacher, Kölliker, His, Stricker, Götte, E. van Beneden, van Bambeke, Balfour u. A. gegeben worden sind, und wie ich ähnliche Beobachtung selbst an Knochenfischen angestellt habe, so stimmen Alle darin überein, dass: 1) die Furchungserscheinungen in erster Linie am Keim auftreten, 2) die Theilung des Protoplasmas rascher in den oberflächlichen Schichten erfolgt, als in den tieferen, dem Dotter näheren, 3) aus dem so gewonnenen jungen Zellenmateriale die drei primären Keimblätter (Götte's beide „Keimschichten") gebildet werden.

Mit His bezeichne ich nun dieses unmittelbar aus der Furchung des Keimes hervorgehende Zellenmaterial als den Archiblast und stimme, wie gesagt, mit His vollkommen darin überein, dass daraus nur die Anlagen der vorhin aufgezählten archiblastischen Gewebe hervorgehen, aber weder Blut noch Bindesubstanz. Bezüglich

des Ursprunges dieses letzteren Gewebsmaterials weiche ich aber von His nicht unerheblich ab.

Meinen Untersuchungen zufolge stammt das Blut und das Bindegewebe in allen seinen Varianten aus demjenigen protoplasmatischen Materiale des Eies, welches noch ausser dem „Keime“ vorhanden ist, d. h. also aus dem Rindenprotoplasma und aus den in den Dotter eingesenkten Protoplasmafortsätzen, den „Keimfortsätzen“, wie ich sie genannt habe. Die Entwickelung dieser Theile zu Zellen verläuft, wie zunächst übersichtlich angegeben werden mag, in nachstehender Weise:

Wann die Furchung des Keimes abgelaufen ist, beginnen sich auch die Keimfortsätze und das Rindenprotoplasma in Zellen zu zertheilen; diese Zellen sind kleiner als die des gefurchten Keimes und liegen natürlich anfangs unterhalb des Keimes, namentlich an dessen Randtheilen, in dem hier befindlichen (weissen) Dotter zerstreut, sowie an der Dotterrinde. Dass hier eine Zellenbildung Platz greift, erkennt man zunächst (an feinen, gut gefärbten Durchschnitten) an dem Auftreten von scheinbar freien Kernen zwischen den Elementen des weissen Dotters. Besonders leicht ist das bei Knochenfischen zu sehen, und ist das ja auch hier schon wiederholt beschrieben worden [1]). So weit ich die Sache verfolgt habe, treten nun niemals nackte Kerne auf, sondern dieselben sind stets von einem, wenn auch geringen Protoplasmaleibe umgeben. Niemals konnte ich mich ferner davon überzeugen, dass die Kerne oder das dieselben umgebende Zellprotoplasma aus den Elementen des weissen Dotters hervorgingen, oder zuerst im Innern von Dotterkugeln (Dotterzellen nach His) erschienen wären.

His beschreibt neuestens (Parablast) den Vorgang, wie er ihn sich vorstellt, zwar nicht eingehend, doch finden sich Aeusserungen, welche klar stellen, dass er bis zur Stunde an seinen früheren Ansichten festhält. Um dies zu constatiren, führe ich Nachstehendes (Parablast pag. 33) wörtlich an: „Wir haben im Keimwall des Knochenfischeies eine Bildung, welche dem organisirten Keimwall des Vogeleies wohl an die Seite gestellt werden kann. Dieser besteht zur Zeit seiner vollen Ausbildung aus einem Protoplasmanetz, dessen untere Fläche dem Dotter aufliegt und in dessen Innerem Dotterbestandtheile, Dotterkörner und weisse Dotterkugeln

1) Vergl. weiter unten die Besprechung der Literatur (Abschnitt V).

(Keimwallkugeln) enthalten sind. Aus letzteren (also aus den weissen Dotterkugeln [m.]) entstehen dann weiterhin parablastische Zellen, welche an der oberen Fläche des Keimwalls hervortreten und sich zu einer zusammenhängenden Platte, dem Gefässblatt, sammeln".

Die eingehendsten Schilderungen der Entstehung der parablastischen Zellen aus dem Dotter, auf welche His im „Parablast" kurz recurrirt, und an denen er, dem eben angeführten zufolge, bis zur Stunde festhält, finden sich in den schon citirten beiden Abhandlungen: „Der Keimwall des Hühnchens etc., Zeitschrift für Anatomie und Entwickelungsgeschichte, I. 1876. p. 274 ff.", und „Untersuchungen über das Ei und die Ei-Entwickelung bei Knochenfischen, Leipzig 1873." Namentlich die erste Publication lässt klar sehen, wie His sich den Vorgang denkt. Ehe wir des Näheren auf diese Darstellung eingehen, ist jedoch hervorzuheben, dass man bei His nirgends eine eingehende Angabe darüber findet, wie beim reifen unbefruchteten Hühnereie die Abgrenzung des Keimes (Hauptdotters His) gegen den zunächst angrenzenden weissen Dotter sich gestaltet. Es ist zwar wiederholt die Rede von körnigen Massen, welche in den Keim eingelagert seien, auch davon, dass weisse Dotterelemente in ihn sich eindrängen [1]), woraus natürlich wieder folgt, dass auch Keimmassen zwischen den angrenzenden Dotterelementen eingeschoben liegen müssen; doch wird auf alles dies kein Gewicht gelegt. His verweilt vorzugsweise bei der Beschreibung des bereits in der Entwickelung begriffenen Hühnereies und schildert hier allerdings zweierlei Arten von Fortsätzen, die vom gefurchten Keime aus gegen den unterliegenden Nahrungsdotter vordringen: die subgerminalen Fortsätze und die Protoplasmafortsätze im Keimwall [2]). Die subgerminalen Fortsätze haben mit dem hier zu

1) Vgl. z. B. His, Untersuchungen über die erste Anlage des Wirbelthierleibes. Die erste Entwickelung des Hühnchens im Ei. Leipzig, 1873. pag. 29.

2) Bekanntlich versteht His unter „Keimwall" diejenige weisse Dottermasse des Hühnereies, auf welcher der Rand der Keimscheibe, d. i. des gefurchten Keimes, gelagert ist. Weisser Dotter findet sich hier besonders stark angehäuft und sollen hier vorzugsweise die Parablastzellen gebildet werden.

Besprechenden Nichts zu thun; es sind kleine aus Zellen bestehende Stränge, welche von der Unterfläche des gefurchten Keimes, der Keimscheibe, ausgehen. Anders steht es mit den Protoplasmafortsätzen im Keimwalle. Von diesen heisst es (l. c. Zeitschr. für Anat. und Entw.-Gesch. I. 1876. pag. 275): „Nach meinen früheren Darlegungen — His bezieht sich hier auf sein citirtes Werk über die erste Entwickelung des Hühnchens im Ei — liegt der Rand der Keimscheibe nach Ablauf der Furchung auf einer Schicht weissen Dotters, dem von mir sogenannten Keimwall auf. Während der ersten Zeit der Bebrütung entsendet die untere Schicht jenes Randtheiles Fortsätze zwischen die Elemente des Keimwalles, so dass diese grossentheils in ein Gerüst archiblastischen Protoplasmas eingeschlossen werden. Was vom weissen Dotters ausserhalb des Durchwachsungsgebietes verbleibt, fällt binnen Kurzem dem Zerfall anheim. In den Dotterkugeln dagegen, welche in den Keim sind aufgenommen worden, entstehen Zellen, theils einzeln, theils in Haufen. Sie treten zu gefässbildenden Netzen zusammen und aus grösseren Haufen derselben entwickeln sich die, schon älteren Beobachtern bekannten Blutinseln.“

Wie man sieht, lässt His diese seine Protoplasmafortsätze erst während der ersten Zeit der Bebrütung in den Nebendotter eindringen, während meine Keimfortsätze schon am unbefruchteten Eie vorhanden sind. Dennoch glaube ich, dass wenigstens ein Theil derselben mit His' Protoplasmafortsätzen identisch sein mag. Keineswegs will ich in Abrede stellen, dass mit der Bebrütung Veränderungen im weissen Dotter und mit den Keimfortsätzen eintreten, vermöge derer ein festeres Ineinandergreifen beider Elemente sich ergibt, so dass man, wie His richtig schildert, an bebrüteten Keimscheiben einen festeren Zusammenhang der Elemente des Keimwalles unter sich und des Keimwalles mit der Keimscheibe findet, als vor der Bebrütung; aber, meinen Untersuchungen nach sind solche Protoplasmafortsätze, die vom Keim ausgehen und sich in den Nebendotter erstrecken, schon vor der Befruchtung im reifen Eierstockseie vorhanden, und darauf lege ich besonderes Gewicht. Ihr Vorhandensein erklärt sich, wie vorhin geschildert, aus dem Modus der Entwickelung des Eies. Vielleicht mögen sich die Keimfortsätze bei der Bebrütung stärker entwickeln, durch Nachschub von Seiten des Keimes, und mögen weiter in den Dotter vordringen.

Was wird nun aber aus diesen Protoplasmafortsätzen? His sagt darüber, p. 285 l. c., folgendes: „Frühzeitig bildet, wie wir gesehen haben, das interglobuläre Protoplasma eine, den Keimwall nach abwärts abschliessende Schicht. Diese Schicht gewinnt an Mächtigkeit, gliedert sich in einzelne Zellenterritorien und, in eben dem Maasse, als die Keimwallkugeln anderweitige Verwendung finden, tritt sie in den Vordergrund. Als Endresultat der beiderseitigen Umbildungen verbleibt, einmal die Schicht der Gefässe und ein ihr von unten her anliegendes einschichtiges Epithel, dessen grosse Zellen stets mit Tropfen von gelbem Dotterfett reichlich durchsetzt sind. Eine Verwechslung dieser Zellen mit den früher vorhandenen Keimwallkugeln (His meint damit die Elemente des weissen Dotters im Keimwalle) kann nur dem Unerfahrenen begegnen. Sollte sich Jemand mit den übrigen Untersuchungsmerkmalen nicht begnügen, so mag er die Zellen des Dottersackepithels mit Wasser aufschwemmen und er wird finden, dass sie im Gegensatz zu den schweren Keimwallkugeln zur Oberfläche emporsteigen."

Man muss aus dieser Darstellung wohl schliessen, dass His seine Protoplasmafortsätze zu Hypoblastzellen, also zu archiblastischen Elementen, werden lässt, denn dahin gehört ja das Dottersackepithel. Es ist hier übrigens nur die Rede von demjenigen Protoplasma, welches den Keimwall nach abwärts abschliessen soll; ob sich diejenigen Protoplasmastränge, welche sich zwischen den Keimwallkugeln befinden, — His bildet Taf. XIII. l. c. Fig. 15 und 16 auch solche interglobuläre Stränge ab — ebenfalls zu Hypoblastzellen umbilden, erfahren wir nicht.

Die Parablastzellen leitet His mit grösster Bestimmtheit nicht von diesen Protoplasmafortsätzen, sondern von den Elementen des weissen Dotters, seinen Keimwallkugeln, ab. Letztere schildert er, l. c. p. 281, als kuglige Gebilde mit starkem, selbst doppeltem dunklen Contour und einem oder mehreren Inhaltskörpern versehen; sie verhalten sich wie mit Flüssigkeit gefüllte Säcke (p. 280); Druck bringt sie leicht zum Platzen. Sie werden, im Gegensatze zu archiblastischen Zellen und den Protoplasmafortsätzen, nicht durch Fuchsin, wohl aber selbst durch schwache Jodlösungen gefärbt. — Von der zweiten Hälfte des ersten Bebrütungstages ab sollen im Innern der genannten Kugeln Haufen einer feinkörnigen schwach gelbroth gefärbten Substanz auftreten, in welcher weiterhin

helle Flecke und schärfer abgegrenzte Kerne wahrnehmbar werden. His fährt dann fort (p. 282 l. c.): „Wir haben mit andern Worten eine Zellenbildung innerhalb der Dotterkugeln. Die also gebildeten Zellen sind die Anlagen für das Blut und für die endothelialen Gefässröhren.“ Die Protoplasmaballen im Innern der Dotterkugeln sollen von 10—40 μ Grösse wechseln; dann, in den höheren Schichten des Keimwalles, sehe man Nester kleinerer „Zellen“ in den Kugeln; diese Zellen werden dann frei und entsenden bald Ausläufer (p. 283).

Die Art, wie nun das körnige Protoplasma im Inneren der Dotterkugeln (Keimwallkugeln) sich bildet, schildert His auf Grund seiner Befunde weiter mit Folgendem (pag. 284): „Durch Zerfall grösserer Dotterkerne (als solche betrachtet His die erwähnten Inhaltskörper der Keimwallkugeln) bilden sich innerhalb der Keimwallkugeln Haufen von Dotterkörnern, und aus deren weiterer Umbildung entsteht das neue aus Kern und körnigem Protoplasma bestehende Gebilde. Die Dotterkerne würden sonach mit ihrem chemischen Material an der Bildung des neuen Kernes und der neuen Zelle theilnehmen; nicht aber in morphologischer Continuität mit den neuen Kernen stehen.“

Es handelt sich somit nach His bei diesem Vorgange 1) um eine intracelluläre (endogene) Entstehung von Zellprotoplasma aus kernartigen Gebilden, 2) um eine generatio spontanea neuer Kerne in diesem Protoplasma. Dieser Vorgang der Zellenbildung ist ein so eigenthümlicher, in keiner Weise anderswo beobachteter, dass wir schon desswillen unsere Zweifel nicht unterdrücken können, umsoweniger, als die neueren Erfahrungen keineswegs, wie His damals (1876) — s. pag. 284 — mit einem gewissen Rechte noch sagen konnte, die Möglichkeit einer Entstehung von Kernen als Ausscheidungen eines zuvor gelösten Materiales gestützt haben. Konnte doch einer der besten Kenner dieser Dinge, Flemming, schon den kühnen Satz als höchst wahrscheinlich aufstellen: „omnis nucleus e nucleo,“ indem er dies Dictum in rein morphologischem Sinne fasste [1]).

Ich habe hier die Darstellung von His, wie er sie im Jahre 1876 — und es ist das die eingehendste — gegeben hat, mit

1) Flemming, W., Ueber Epithelregeneration und sogenannte freie Kernbildung. Dieses Archiv VIII. 347 (363).

Ausführlichkeit aufgenommen, um meine Bedenken Schritt für Schritt anknüpfen zu können.

Zunächst vermisse ich jeden strengen Beweis dafür, dass die Inhaltskörper der Dotterkugeln Kerne seien. Dass sie Nuclein liefern, wie Miescher dargethan hat, und His für seine Deutung verwerthete, beweist, streng genommen, nicht viel, da das Nuclein als eine weit verbreitete Substanz bekannt geworden ist [1]). Die starke Tinctionsfähigkeit kann hier auch nicht als Beweismittel angeführt werden. Das, was man neuerdings als besonders characteristisch für Kerne kennen gelernt hat, die eigenthümlichen Kerngerüste und ihr Verhalten bei Theilungen, ist noch von Niemandem bei den fraglichen Inhaltskörpern der Keimwallkugeln beobachtet worden.

Wenn weiterhin His in den Keimwallkugeln eine körnige Trübung auftreten sieht und körniges protoplasmaähnliches Material mit gleichzeitigem Schwinden der Inhaltskörper, so bedeutet das zunächst doch wohl nur einen Zerfall der Inhaltskörper. Es liegt nahe anzunehmen, dass so etwas unter dem Einflusse der Bebrütung und der erwachenden Wechselwirkung zwischen Keim und Dotter geschehe, wenigstens viel näher, als an eine endogene Zellenbildung zu denken. His selbst gesteht offen ein, pag. 284, dass es ihm beim Lachsei nicht gelungen sei, „eine morphologische Herleitung der im Keimwall auftretenden parablastischen Zellen aus Zellen der Dotterrinde und ihrer Kerne aus Dotterkernen zu erreichen, dass aber auch dort mit Auflösunng der Dotterkerne ein Material entstehe, innerhalb dessen neue Zellen

1) Die neueren Untersuchungen von Kossel (Zur Chemie des Zellkerns, Zeitschr. f. physiol. Chemie VII. 7, 1882) zeigen zwar, dass kernreiche Organe und Gewebe auch am meisten Nuclein enthalten; aber auch die Milch enthält Nuclein (Kossel, Untersuchungen über die Nucleine und ihre Spaltungsproducte, ebenda, 1881), und die neuesten Untersuchungen über deren Secretion — s. Jakowski, Sitzungsber. der mathem.-naturw. Klasse der Akad. der Wissensch. in Krakau VII. 1880 und Partsch, Ueber den feineren Bau der Milchdrüse, Dissert. Breslau 1880 — machen es nicht wahrscheinlich, dass Kernbestandtheile in die Milch übergehen. Freilich soll nicht verschwiegen werden, dass nach den älteren Ansichten über die Milchsecretion, sowie nach Rauber „Ueber den Ursprung der Milch etc.", Leipzig 1879, Letzteres wohl der Fall sein kann; aber dann müssten die Kerne in der Milch als völlig in Trümmer zerfallen gedacht werden. Keinesfalls können wir sagen, dass das Nuclein die Anwesenheit von Kernen darthue.

mit neuen Kernen entstehen." Man wird mir zugeben, dass dieser letzte hier gesperrt gedruckte Passus etwas unbestimmt lautet. Sicherlich, meine ich, müssten die Beweise für eine so einschneidende Behauptung, wie die von His aufgestellte, zwingendere sein, um die Zweifelnden zu überzeugen.

Wir erfahren somit über die Herkunft derjenigen Gebilde, welche für den Zellencharacter geradezu entscheidend sind, der Kerne, so gut wie Nichts. His muss sich mit der Hypothese begnügen, dass dieselben frei entständen.

Mit dem Gesagten möchte ich keineswegs die His'schen Beobachtungen als den Thatsachen nicht entsprechend hingestellt haben; ich vermag mich nur mit deren Interpretation und den Folgerungen, die daraus gezogen werden, nicht zu befreunden. So gebe ich zu bedenken, dass, wenn thatsächlich im Inneren von Keimwallkugeln kernhaltiges Protoplasma gesehen worden ist, dasselbe bei der grossen amöboiden und locomotorischen Beweglichkeit embryonaler Zellen leicht von aussen, zunächst von den Keimfortsätzen her, hineingelangt sein kann. In erster Linie wird man sich, sobald Kern- und Zellbildungen verfolgt werden sollen, an das vorhandene Protoplasma halten müssen, und das ist ja nach His' eigener Angabe reichlich zwischen die Keimwallkugeln eingelagert. So ist es ferner leicht möglich, dass die von His als Keimwallkugeln mit umgebendem Protoplasmahofe beschriebenen und abgebildeten Dinge zum Theil als Zellen zu deuten sind, die eine Dotterkugel in sich aufgenommen haben. Unter solchen Umständen kann wohl der Anschein entstehen, als verdankten später an Stelle eines solchen Gebildes liegende Zellennester ihren Ursprung der Dotterkugel. Immerhin liegen, wie man bei genauer Ueberlegung sieht, eine Reihe von Möglichkeiten vor, welche für die His'schen Befunde eine andere Deutung zulassen, und sind ferner die Befunde selbst noch nicht lückenlos genug, um uns die Entstehung von Zellen aus weissen Dotterkugeln annehmbar erscheinen zu lassen.

Ich benutze diese Gelegenheit, um auch an die Argumente zu erinnern, welche Disse[1]) gegen die in Rede stehende Auffassung von His vorgebracht hat. Letzterer sucht zwar (Parablast

---

1) Disse, J., Die Entstehung des Blutes und der ersten Gefässe im Hühnerei. Dieses Arch. Bd. 16. p. 572 ff.

p. 77) diese Einwände dadurch zu entkräften, dass er die Gebilde, welche Disse bei unbebrüteten Eiern und im unbefruchteten Dotter als protoplasmaführenden Keimwallkugeln ähnliche Elemente beschrieben hat, zwar anerkennt, jedoch behauptet, dass ihr Inhalt keineswegs zellenbildendes Protoplasma sei. Das Aussehen der mit zellenbildendem Protoplasma versehenen Keimwallkugeln sei ein so characteristisches, dass man sie nicht mit anderm verwechseln könne. Disse habe eben nicht an frischen Präparaten untersucht. Letzterer Einwand ist nun nicht stichhaltig, da unter anderem aus der Erklärung der Fig. 22 von Disse ohne weiteres hervorgeht, dass er die Untersuchung frischer Präparate nicht vernachlässigt hat, wie auch aus einer früheren Arbeit (dieses Arch. XV. pag. 67) ersichtlich ist, wo ein beträchtlicher Theil der Vergleichung frischen Dotters mit Dotter-Chromsäurepräparaten gewidmet ist. Ausserdem erscheint es mir bedenklich, wenn His zur Stütze seiner Ansicht so sehr die Untersuchung des frischen Dotters betont, als ob man an gehärteten Präparaten kein Urtheil darüber gewinnen könne, ob etwas Protoplasma sei oder nicht. Die verschiedenen von Disse angeführten Untersuchungsverfahren müssen sicherlich ebenso gut wie das frische Object ein Urtheil darüber gestatten. Endlich ist das von His gerade bestrittene Argument Disse's bei weitem nicht dessen einziger und gewichtigster Einwand. — Uebrigens hat bis jetzt fast Niemand der His'schen Parablastlehre Erwähnung gethan, ohne seinen Bedenken gegen die Herkunft von Zellen aus weissen Dotterkugeln Raum zu geben. So viel ich weiss, ist v. Török [1]) der Einzige, dessen Angaben für His ausfallen. Er will bei Siredon Zellkerne aus Dotterplättchen hervorgehen lassen und sagt dann weiter, l. c. 778, dass unter Umständen Kerne zu vollständigen Zellen sich umbilden können.

Ich kann nicht umhin, hier einiger Aeusserungen noch besonders zu gedenken, welche wir bei His in dessen jüngster Publication (Parablast pag. 70, 78 und 83) finden, da in ihnen möglicherweise die Brücke zu einer Verständigung gesehen werden darf. Pag. 70 sagt His: „Dabei bitte ich ferner zu beachten, dass der principielle Schwerpunkt der Entscheidung, von histiologischer Seite genommen, nicht darin liegt, ob die Bindesubstanz-

1) Török, A. v., Ueber formative Differencirungen in den Embryonalzellen von Siredon pisciformis. Dieses Archiv XIII, 756 (772).

anlage aus dem gefurchten oder dem ungefurchten Keime stammt, sondern darin, ob sie überhaupt unter anderen Bedingungen entsteht, als die Anlagen der übrigen Theile." — Pag. 78 wird nunmehr ausdrücklich der Schwierigkeit Rechnung getragen, welche die neueren Erfahrungen über Kernstructur bezüglich der Deutung der Inhaltskörper der Dotterkugeln als Kerne entstehen lassen. Wenn aber His jetzt anerkennt, dass man die Inhaltskörper nicht als Kerne mehr gelten lassen könne — die Restriction „ohne Weiteres" will dabei wohl nicht viel sagen —, so fällt eine der wichtigsten Stützen seines ganzen Gebäudes weg, wie Jeder zugeben wird, der die früheren Arbeiten von His genauer studirt hat. Besonders werthvoll für meine Auffassung der Dinge erscheint mir aber der p. 83 (Parablast) enthaltene Satz: „Ein einheitliches Bild von der Entstehungsgeschichte der parablastischen Zellen zu entwerfen, ist zur Zeit noch nicht möglich. Für das Huhn vertrete ich die Bildung der neuen Zellen innerhalb von Dotterkugeln, die vom Protoplasma des Keimwalles umwachsen worden sind. Aehnliche Verhältnisse scheinen bei Reptilien und bei den Plagiostomen vorhanden zu sein. Hält man damit die allerdings noch fragmentarischen Beobachtungen an Amphibien und an Cyklostomen zusammen, so tritt uns als gemeinsame Erscheinung bei der Bildung parablastischer Zellen die Concurrenz von Dotterkörpern und von Protoplasma entgegen."

Dieser letzte, hier gesperrt gedruckte Satz lässt, so scheint es, eine Rückzugslinie von den Dotterkugeln zum vorhandenen Ei-Protoplasma offen. Ich bekenne mich auch zu dieser Concurrenz, fasse sie aber so, dass ich in dem zwischen den Dotterkörpern vorfindlichem Protoplasma das ausschliessliche formative Material für die Parablastzellen erblicke, während die Dotterkörper, wie allen übrigen Embryonalzellen, so auch den Parablastzellen ernährendes Material liefern, auf dessen Kosten sie wachsen und sich vermehren können. Wie His sich die „Concurrenz", von der in seinen früheren Veröffentlichungen keine Rede war, denkt, ist nicht näher angegeben.

Nachdem im Vorstehenden gezeigt wurde, dass die von His beigebrachten Beweise nicht ausreichen, um seine Lehre von der Herkunft der Parablastzellen aus Dotterkugeln sicher zu stellen, sind nunmehr die Thatsachen beizubringen, welche für die von mir vertretene Ansicht sprechen.

In erster Linie gehört hierher das auch von His zugegebene thatsächliche Vorhandensein solcher Protoplasmafortsätze, die mit dem Keim zusammenhängen; das Material also, aus welchem neue Zellen, mehr oder weniger unabhängig vom Keim, entstehen können, ist da. Ferner kann man leicht nachweisen, dass nach abgelaufener Furchung in diesen Keimfortsätzen Kerne auftreten, welche also von einer geringen Menge Protoplasma, eben dem der Keimfortsätze, umgeben sind. Ich habe nicht nöthig, dieses Factum noch durch Abbildungen zu erhärten, indem ich einfach auf die in reichlicher Zahl bereits vorhandenen verweise. Vor allen nenne ich die Figuren von Disse, z. B. Fig. 9 und 10, Taf. 27, Bd. XVI dieses Archivs. Disse lässt zwar nicht, wie ich es hier thue, das Protoplasma für diese Kerne aus Keimfortsätzen hervorgehen, sondern meint seine Bilder so erklären zu sollen, dass mit der Bebrütung Dotterelemente in den Randwulst des gefurchten Keimes hineingelangten. Damit wandle sich der ursprünglich rein aus Furchungszellen bestehende Randwulst in ein Gemisch von Furchungszellen und Dotterelementen um, und entspreche dann dem Keimwalle, wie ihn His beschrieben hat. Somit entstünden die im Keimwalle vorfindlichen Zellen nicht aus einem protoplasmatischen Material, welches schon von früher her im Keimwalle steckte, sondern sie gelangten erst vom gefurchten Keim aus hinein. Dieser Erklärung der Befunde vermag ich mich indessen nicht anzuschliessen. Die Keimfortsätze zwischen den Dotterelementen sind da, ehe man Kerne oder Zellen im Keimwalle sieht. Für ein Einwandern von Dotterelementen zwischen die Randwulstzellen hat Disse keine hinreichenden Beweise beigebracht. Mir scheint somit, nach Zurückweisung der Ansicht von His, keine andere Erklärung der nicht anzufechtenden Thatsache, dass nach der Furchung des Keimes im Keimwalle interglobulär gelagerte Zellen der Art vorhanden sind, wie Disse sie vortrefflich beschrieben hat, möglich, als die, dass diese Zellen eben aus dem interglobulären Protoplasma hervorgehen. Dass aus diesem Protoplasma Zellen hervorgehen, lässt ja auch His gelten, nur weist er sie dem Hypoblasten zu und gibt keine Auskunft darüber, woher die Kerne derselben stammen. Was die Abstammung der Kerne betrifft, so bin ich der Ansicht, dass sie aus derselben Quelle abzuleiten sind, wie die Kerne der Furchungszellen, mit anderen Worten: dass sie durch successive Theilung des Furchungskernes (O. Hertwig)

entstehen. Indem der mit stetiger Kerntheilung einhergehende Furchungsprocess endlich die Randschichten des Keimes erreicht, geht er einfach von diesen Randbezirken continuirlich auf die hier wurzelnden Keimfortsätze über, und so erklärt es sich, dass auch hier Kerne auftreten; es sind letztere eben successiv weiter rückende Theilkerne der zunächst benachbarten Zellen des gefurchten Keimes; eine scharfe Grenze zwischen Keim und Keimfortsätzen gibt es ja nicht. Entsprechend der geschilderten Vorstellung glaube ich die in Rede stehenden, aus den Keimfortsätzen durch ein nachträgliches Hinübergreifen des Furchungsprocesses hervorgehenden Zellen als „secundäre Furchungszellen“ bezeichnen zu sollen. Natürlich ist es nicht leicht, zwischen den grossen Dotterkugeln einen Kern in flagranti bei der Theilung zu beobachten; dass aber die Sache so verlaufe, dafür spricht sehr beredt der Umstand, dass die ersten secundären Furchungskerne und Zellen immer in unmittelbarer Nähe des gefurchten Keimes, d. h. an der Wurzel der Keimfortsätze, auftreten. Ich kann ferner auf die von Balfour [1]) abgebildeten Theilungsfiguren solcher scheinbar nackt im Dotter steckender Kerne verweisen.

Dass die secundären Furchungszellen in der geschilderten Weise aus dem interglobulären Protoplasma und nicht aus den weissen Dotterkugeln hervorgehen, dafür scheinen mir endlich selbst die von His gegebenen Abbildungen zu sprechen. Man betrachte nur Figur 15 und 16 Tafel XIII, Zeitschrift für Anatomie und Entwickelungsgeschichte I. 1876, und man wird zugestehen, dass die dort gezeichneten sternförmigen Keimwallzellen sich viel ungezwungener aus den interglobulären Keimfortsätzen (Protoplasmafortsätzen His) ableiten lassen, als aus den Dotterkugeln, bezw. deren rundlichen Inhaltskörpern, wie sie die Abbildung zeigt.

Es erübrigt nun noch darzuthun, dass die aus den Keimfortsätzen hervorgegangenen Zellen zu Blut-Bindegewebsanlagen werden. Hier kann ich aber auf eine eingehende Argumentation verzichten, denn sowohl His wie Disse haben in überzeugender Weise nachgewiesen, dass dies bei ihren Keimwallzellen der Fall sei und des Genaueren angegeben, wie es geschehe. Ich vermag ihrer Beweisführung

1) Balfour, F. M., A monograph on the development of Elasmobranch fishes. London 1878, Fig. 7. Taf. II.



Neues nicht hinzuzufügen. Alles, was beide Autoren für die weiteren Schicksale der von ihnen beschriebenen parablastischen Zellen, bezw. Keimwallzellen, in Anspruch nehmen, muss ich auch für die von mir aus den Keimfortsätzen abgeleiteten secundären Furchungszellen gelten lassen. His sowohl wie Disse leiten zunächst zwar nur Blut- und Gefässwand-Anlagen von diesen Zellen ab; aus den embryonalen Blutzellen gehen später aber auch die Bindegewebsanlagen hervor. In dieser Beziehung befinde ich mich wieder in völliger Uebereinstimmung mit His und mit W. Müller[1]). Es ist nicht meine Absicht, die Abstammung der Bindesubstanzen aus den embryonalen Blut-Anlagen genauer zu erörtern; im Folgenden werde ich daher auf diese Seite der Parablastfrage nicht mehr zurückkommen; wenn vom Parablasten als Quelle des Blutes die Rede ist, so ist damit die Bindesubstanz jedesmal einbegriffen. Ein anderer Punct indessen, nämlich die Beziehungen des Parablasten zum Hypoblasten, i. e. zum Darmepithel, der durch Kupffers Untersuchungen neuerdings in den Vordergrund gerückt ist, wird später noch genauer besprochen werden.

Bevor wir zur Beantwortung der dritten Frage übergehen, ist noch auf einen Umstand aufmerksam zu machen, der das Vogelei von andern meroblastischen Eiern, namentlich denen der Knochenfische, unterscheidet. Ich sagte vorhin, dass die Keimfortsätze von der ganzen Dotterfläche des Keimes ausgingen, vorzugsweise aber von den Randtheilen desselben, und dass ausserdem noch das Rindenprotoplasma vorhanden sei, als dritter vom Primordialei herrührender Bestandtheil des reifen Eies. Bei den Vögeln (und wahrscheinlich bei allen Eiern mit sehr reichlichem Nahrungsdotter) sind nun aber die Keimfortsätze unterhalb der mittleren Partie des Keimes nur schwach entwickelt, d. h. da, wo später die sogenannte Keimhöhle auftritt und der gefurchte Keim sich abhebt. Auch das Rindenprotoplasma ist, wie bei dem bedeutenden Umfange des Nahrungsdotters leicht begreiflich wird, nur in Spuren ausgebildet. In Folge dessen ist auch die Bildung der secundären Furchungszellen an diesen Orten nur eine sehr spärliche. Beim Hühnchen sind es vorzugsweise

1) W. Müller: a) Ueber den Bau der Chorda dorsalis. 2) Ueber Entwicklung und Bau der Hypophysis und des proc. infundibuliformis cerebri. Jenaische Zeitschr. VI. 327, 354.



nur die Randgebiete des Keimes, welche die Keimfortsätze gut entwickelt zeigen, und wir finden daher hier die Bildung der parablastischen Zellen fast auf diesen Bezirk allein beschränkt.

III.

In dritter Linie ist die Frage zu beantworten, ob die Entstehung des weissen Dotters, bezw. des Nebendotters überhaupt, auf Leucocyten zurückzuführen sei und ob man im Nebendotter Elemente habe, die noch den morphologischen Werth von Zellen besitzen?

Wenn wir bereits im vorigen Abschnitte die Ansicht zurückweisen konnten, dass aus Nebendotterelementen Zellen hervorgehen, so hat es weniger Werth mehr, die hier voran gestellte Frage noch eingehend zu discutiren, namentlich bezüglich der Parablastlehre. Indessen ist es doch an und für sich von Interesse, die Bildungsweise und Constitution des Nebendotters genauer zu prüfen, und so mag denn auch in Kürze das, was neuere Untersuchungen in dieser Sache mir ergeben haben, mitgetheilt werden. — Prüfen wir zunächst die Argumente von His und Lindgreen, welcher Letztere für Säugethiereier am entschiedensten im Sinne von His sich ausgesprochen hat.

Ich halte mich hier hauptsächlich an die mehrfach citirte Abhandlung über die Eibildung bei Knochenfischen. His stellt darin fest, dass während der Eientwicklung massenhaft Leucocyten in unmittelbarer Nähe der Follikel auftreten und bis an die Eier heranrücken, aber ein Einwandern in das Ei selbst konnte von ihm noch nicht in überzeugender Weise dargethan werden. Es sollen sich indessen an unreifen Eiern des Lachses und der Forelle im peripheren Saume derselben Körnergruppen finden, welche mit den das Ei von aussen umkriechenden Zellen grosse Uebereinstimmung zeigen (p. 37. l. c.) — Dies zugegeben, was ich ohne Weiteres thue, so beweist das höchstens, dass Leucocyten in das Ei eintreten; dass sie aber dort dauernd ihren Zellencharacter behalten, zu „Nebendotterzellen“ werden, folgt noch nicht. His sagt weiter, dass die Nebendotterelemente Anfangs in der Regel den Character ächter Zellen tragen und mit einem durch Carmin färbbaren Kerne versehen seien, und dass unter den aussen das Ei umgebenden Zellen einzeln oder in Menge solche auftreten, die

mit diesen Anfangsstadien der Nebendotterelemente völlig übereinstimmen. Sehen wir uns aber die Bildungen des unbefruchteten Nebendotters näher an, welche His mit dem Namen „Kerne" belegt, so finden wir kein einziges Merkmal, welches unzweifelhaft für eine Kernnatur spräche. So sollen sie stark aufquellen, sowohl im Dotter, als auch bei Wasserzusatz; im frischen Zustande färben sie sich nicht mit Carmin, wohl aber, wenn sie mit Aether und Alkohol behandelt waren; Jod färbt sie verschieden; sie haben sehr wechselnde Durchmesser (z. B. 8—20 μ, Salmo). Alles dieses spricht nicht für die Kernnatur dieser Elemente, mögen sie nun im Innern von Nebendotterkugeln oder frei im Eiprotoplasma gelegen sein. Denn Kerne gleicher Herkunft, und das sollen sie doch alle sein, zeigen nicht so bedeutende Grössenschwankungen, wie es die von His geschilderten Gebilde thun. Freilich kann sich His darauf berufen, dass eben diese Kerne, so wie sie mit ihrer Zellhülle in das Ei eingewandert sind, dort eine Reihe von Veränderungen eingehen, wie His sie in der That auch beschreibt, p. 30 l. c. Indessen da vermisse ich einestheils den strengen Beweis, dass wirklich jene Bildungen, wie sie His als blasig gewordene Kerne beschreibt, oder die Dotterplättchen u. a., aus eingewanderten Leucocytenkernen hervorgegangen seien, anderentheils könnten Zellen, bezw. Kerne, die so erhebliche Veränderungen erlitten haben, doch nicht mehr als fortpflanzungsfähige Gebilde in Frage kommen; sie haben dann eben aufgehört, Zellen zu sein. Bei der massenhaften Einwanderung, wie His sie annimmt, dürfte es gerade nicht schwer werden, noch unzweifelhaft als solche erkennbare Leucocyten im Inneren der Primordialeier sicher zu stellen. Und wenn His sagt, dass bei einer grossen Zahl von Fischeiern eine Gliederung der Rindensubstanz in kleine Zellenterritorien leicht nachgewiesen werden könne (p. 8), so wird uns weder die Fischspecies genannt, wo das der Fall ist, noch eine grade hier sehr erwünschte Abbildung davon gegeben. (Selbstverständlich ist immer hier vom unbefruchteten Eie die Rede.)

Was His nach seiner eigenen Angabe festzustellen nicht gelungen ist: den Eintritt von Leucocyten in das Ei, glaubt nun Lindgreen[1])

1) Lindgreen, Hj., Ueber das Vorhandensein von wirklichen Porenkanälchen in der Zona pellucida des Säugethiereies und über die von Zeit zu Zeit stattfindende Einwanderung der Granulosazellen in das Ei. Arch. f. Anat. und Entwickelungsgeschichte, Bd. I. 1877. p. 334.



beim Säugethiereie in der That beobachtet zu haben. Da ich an und für sich gegen ein Einwandern von Granulosazellen, resp. Leucocyten, in das Ei nichts habe, so könnte ich mich mit Lindgreens Resultaten sehr wohl befreunden. Doch muss ich mich gegen die Beweiskräftigkeit der Lindgreen'schen Präparate aussprechen, weil sie auf eine mir nicht als richtig erscheinende Weise gewonnen sind. Seine beiden Hauptpräparate entnahm nämlich Lindgreen „Eierstöcken", welche zur Sommerzeit einige Tage in Jodserum oder in Müllerscher Flüssigkeit gelegen hatten. Wer nun weiss, wie sehr empfindlich grade Säugethiereier sind, der muss doch Bedenken tragen, so gewonnene Präparate, denen man eine gewisse Maceration auch noch an den Abbildungen ansieht, als beweisskräftig zu acceptiren. Aber auch zugestanden, es sei durch Lindgreen der Nachweis einer Einwanderung von Leucocyten in lebenskräftige, zur Reife gelangende Eier geführt worden, so wäre weiter erst noch darzuthun, dass wenigstens ein Theil der eingewanderten Zellen seine Zellennatur behalte, um später parablastischen Elementen den Ursprung geben zu können; dies ist aber von Lindgreen nur vermuthet, in keiner Weise auch nur wahrscheinlich gemacht worden. Bildungen, die den sogenannten „Nebendotterzellen" der Vögel und Knochenfische vergleichbar wären, kennt man im Säugethier-Eie bis heute noch nicht. Lindgreen selbst gibt ja auch zu, dass im Allgemeinen die in das Säugethierei eingewanderten Granulosazellen einer Auflösung anheimfielen. Vollends missglückt erscheint mir aber, wie ich hier beiläufig anführen will, der Versuch, die sogenannten Richtungskörperchen mit Leucocyten in Verbindung zu bringen. Näheres darüber wolle man bei Rein, s. dieses Archiv XXII, dessen Präparate ich Gelegenheit hatte genauer zu studiren, einsehen.

Nach den in der Literatur vorhandenen Daten scheint mir somit der Nachweis von Nebendotterelementen, die von eingewanderten Bindegewebszellen herrühren und ihren Character als Zellen bewahrt haben sollen, bis jetzt nicht geliefert zu sein, und ich fürchte fast, es werden noch viele Jahre darüber hingehen, bis er geliefert wird. Wo wir von der Einwanderung farbloser Blutzellen in das Ei sichere Kunde haben, handelt es sich um regressive Metamorphosen der Follikel und Eier. Vgl. darüber G. Wagner, Arch. f. Anat. u. Physiol. 1879: „Bemerkungen über den Eierstock und den gelben Körper" und

A. v. Brunn: „Die Rückbildung nicht ausgestossener Eierstockseier bei den Vögeln.“ Beiträge zur Anatomie und Embryologie, Festgabe an J. Henle. Bonn, 1882, Max Cohen & Sohn, p. 1.

Was nun meine eigenen Untersuchungen in dieser Beziehung anlangt, so habe ich weder bei Vögeln, noch bei Knochenfischen, noch bei Säugern ein überzeugendes Präparat von einer Leucocyten-Einwanderung in das normale Ei bekommen. Wäre es in so reichem Maasse der Fall, wie His es annimmt, so müssten directe Beobachtungen bereits von vielen Seiten vorliegen. Hätte His seit 1873 derartige gemacht, oder auch nur weitere bestätigende Argumente beibringen können, so, vermuthe ich, hätte er im „Parablast“ diese Seite der Frage nicht mit Stillschweigen übergangen. Ferner aber haben mich erneute Prüfungen der Nebendotterelemente in meiner früheren Ueberzeugung nur bestärkt, dass von einer Zellennatur derselben, und wenn man auch eine noch so weit gehende Indulgenz bezüglich des Zellenbegriffes walten lässt, durchaus nicht die Rede sein könne. Es würde mich hier zu weit führen, wollte ich diese Angelegenheit im Einzelnen erörtern; ich bemerke nur, dass alle neueren Erfahrungen über Zellen- und Kernstructuren, über physikalisches und chemisches Verhalten von Zelle und Kern, über deren Lebenserscheinungen etc., statt die His'sche Ansicht zu stützen, ihr vielmehr Schritt für Schritt den Boden entziehen, denn keines der neu gewonnenen Kriterien trifft für die Nebendotterelemente zu. Wollte man aber etwa einwenden, die eingewanderten Zellen seien einer weitgehenden Metamorphose unterlegen, so ist eben, wie vorhin bemerkt, zu erwägen, ob man so sehr veränderte Gebilde überhaupt noch Zellen nennen dürfe.

Demnach glaube ich die in diesem Abschnitte besprochene Frage dahin beantworten zu müssen, dass, wenn Leucocyten formell an der Bildung des Nebendotters theilnehmen, dies nur in relativ beschränkter Weise der Fall ist, dass dieselben keineswegs morphologisch als Nebendotterzellen persistiren, und dass es überhaupt keine Nebendotterzellen gibt.

Bevor wir die Herkunft der parablastischen Zellen bei den holoblastischen Eiern prüfen, sind noch die übrigen meroblastischen Eier, namentlich die der Knochenfische, einer Besprechung

zu unterziehen, denn es war bisher, wie es im Plane dieser Mittheilung lag, fast ausschliesslich vom Hühnerei die Rede.

Für die Knochenfische ist es durch die Angaben von His[1]) selbst, sowie neuerdings von Kupffer[2]) u. A. ebenfalls festgestellt, dass der sogenannte Keim nicht scharf begränzt ist, sondern dass — namentlich an der Rinde, jedoch auch unterhalb des Keimes — Protoplasmamassen sich befinden, welche einerseits mit dem Keime in continuirlicher Verbindung stehen, andererseits mehr oder weniger weit sich zwischen die Nebendotter-Elemente hineinerstrecken.

Ich habe eben die Ansicht zu widerlegen gesucht, dass sich im unbefruchteten Teleostier-Eie noch besondere zellige Nebendotter-Elemente befänden, wie His es annimmt; dagegen treten Zellen in grosser Zahl gegen das Ende der Furchung unterhalb des Keimes und an der Eirinde auf; sie sind hier bereits Lereboullet bekannt gewesen und oft beschrieben worden. So weit meine Beobachtungen reichen, sieht man in der Rinde des Knochenfischeies, so wie in der subgerminalen Dotterschicht, an dünnen Schnitten erhärteter Präparate zuerst scheinbar freie Kerne auftreten, die sich (durch Theilung) vermehren; immer aber findet man, ähnlich wie bei den Parablastzellen des Hühnereies, Protoplasma um diese Kerne liegen. Die Sonderung der einzelnen Protoplasmabezirke um die Kerne herum scheint ziemlich spät und unregelmässig vor sich zu gehen, indem bald — wie aus den Untersuchungen von Gensch, s. d. Arch. XIX, p. 144 ersichtlich ist — grosse Mengen Protoplasma mit mehreren Kernen frei werden und plasmodiumähnliche Körper bilden, von denen dann weiterhin Zellen (die embryonalen Blutkörper) sich abschnüren, bald kleinere einkernige Zellen von gewöhnlichem Habitus entstehen. Niemals aber sah ich Zellen oder Kerne aus Nebendotter-Elementen (im Sinne von His) hervorgehen. Was die Herkunft der Kerne anlangt, so glaube ich dieselbe, wie beim Hühnereie, in letzter Folge vom Furchungskern ableiten zu sollen.

Dass nun Blut- und Blutgefässanlagen aus den so gebildeten Zellen bei Knochenfischen abstammen, kann nach den neueren

1) His: Eibildung bei Knochenfischen. l. c.

2) Kupffer: Jahresbericht der Commission für wissenschaftl. Untersuchung der deutschen Meere. Berlin 1878 (Ostseehering) p. 177 ff.



Angaben von Romiti, Gensch, Kupffer, His u. A. wohl nicht mehr bezweifelt werden; meine eigenen Untersuchungen sprechen auch dafür, dass diese später gebildeten, secundären Furchungszellen die Quelle des Blutes sind.

Für die Selachier-Eier kann ich leider keine eigenen Erfahrungen beibringen. His beschreibt die Verhältnisse der Selachier ganz ähnlich wie beim Hühnchen: es bildet sich ein Keimwall, in welchem zwischen Nebendotterkugeln Protoplasmazüge stecken. Im Keimwalle kommt es zur Bildung parablastischer Zellen; diese sollen aber nicht aus den Protoplasmazügen, sondern aus den Nebendotterkugeln hervorgehen, und zwar soll sich das Protoplasma dieser Zellen aus zerfallenen Dotterplättchen bilden; woher die Kerne stammen, darüber fehlt weitere Auskunft. — Ich glaube nach dieser Schilderung, so wie nach den anderweitig vorliegenden Angaben von Balfour[1]) und Alex. Schultz[2]) (s. darüber weiter unten) meine bezüglich des Hühnchens ausgesprochenen Ansichten auch auf die Selachier übertragen zu dürfen.

Was neuerdings Kupffer[3]) über die Entwickelung des Reptilien-Eies mitgetheilt hat, ergibt thatsächlich Folgendes: In der unter dem gefurchten Keime liegenden Eischicht, welche nach der Erhärtung feinkörnig erscheint, treten Zellen auf, deren oberste sich an den gefurchten Keim anschliessen, einen ausgesprochenen Zellencharacter besitzen und mit wohlausgeprägten Kernen versehen sind; Kernkörperchen bildet Kupffer hier nicht ab. Weiter nach dem Centrum des Eies hin folgen Elemente annähernd derselben Grösse und Form, die stark granulirt erscheinen, sich in toto lebhaft färben, aber weder Kern noch Nucleolus zeigen; darauf folgen zuletzt blassere kuglige Gebilde von protoplasmatischem Aussehen, auch von ähnlicher Grösse, in denen nach Carmintinction scharf gefärbte kleine Körperchen — Nucleoli nennt sie Kupffer — sichtbar werden, jedoch keine Kerne. Kupffer denkt sich diese als die jüngsten zelligen Elemente, die, aufsteigend, zunächst ihre Nucleoli verlieren, dann oben Kerne bekommen; woher diese

1) Balfour: Developm. of Elasmobr. Fishes. p. 1. seqq.

2) Alexander Schultz: Zur Entwickelungsgeschichte des Selachier-Eies. Dieses Archiv, Bd. XI. p. 569 (577).

3) Kupffer: Die Gastrulation an den meroblastischen Eiern der Wirbelthiere und die Bedeutung des Primitivstreifs. Archiv für Anat. und Entwickelungsgeschichte. Anat. Abth., 1882, p. 1 (Sep.-Abdr.)

Kerne stammen, wird nicht angegeben. Ueberhaupt sagt Kupffer l. c. ausdrücklich, dass er den hier stattfindenden Zellenbildungsprocess z. Z. nicht eingehender behandeln wolle und bemerkt nur noch, dass die mittleren und tiefstgelegenden, als grob- und feingranulirt bezeichneten Gebilde bei Untersuchung mit homogener Immersion ein deutliches Korbgerüst, als Ursache des granulirten Aussehens, zeigen. Das Gerüst sei in den jüngsten feingranulirten Zellen ein feineres und färbe sich schwächer.

Kupffer nennt diese so gebildeten Elemente mit His „parablastische Zellen"; er leitet von ihnen sowohl Blut- und Gefässanlagen ab, wie auch das Darmdrüsenblatt. Letzteres bezeichnet er neuerdings als „Paraderm", da er unter Entoderm nur das aus der Gastrula - Einstülpung hervorgehende Zellenlager, welches sich später mit dem Paraderm verbindet, versteht.

His verwerthet diese Kupffer'schen Beobachtungen in seinem Sinne; nur möchte er die Parablastzellen, über deren Quelle wir ja, streng genommen, bei Kupffer Nichts finden, ebenfalls von hellen blasigen Nebendotterkugeln, die er in Reptilien-Eiern gefunden hat, abgeleitet wissen, und es ist ihm natürlich sehr unbequem, dass Kupffer hier, wie auch bei den Knochenfischen, sein Paraderm, i. e. das Darmepithel, auch aus dem Parablast ableitet; er legt dagegen („Parablast", pag. 73) ausdrücklich Verwahrung ein.

So weit meine Kenntniss des Reptilien-Eies reicht, finde ich hier ebenfalls, wie beim Vogeleie, den Keim mit Fortsätzen ausgestattet, die in den Dotter mehr oder minder tief hinabreichen; in diesen protoplasmatischen Keimfortsätzen treten mit Ablauf der Furchung Kerne auf, um die sich weiterhin das Protoplasma zu Zellindividuen sondert. — Ich schalte hier die Bemerkung ein, dass die von His und auch von Kupffer beschriebene strangförmige Anordnung der Zellen sich ganz ungezwungen aus ihrer Bildung in solchen strangförmigen Keimfortsätzen erklärt. — Die Elemente der tiefsten und mittleren Schicht, in denen Kupffer die Gerüste beschrieb, möchte ich für Kerne halten; karyokinetische Figuren habe ich an ihnen freilich auch noch nicht gesehen, obgleich man, meiner Deutung zustimmend, solche erwarten dürfte. Ich meine, wie beim Hühnereie, annehmen zu sollen, dass eine lebhafte Korntheilung in den unteren Schichten des gefurchten Keims Platz greife, dass die Kerne, den Keimfortsätzen folgend

und sich fortwährend weiter theilend, in den Dotter hinabrücken. Die untersten Kerne liegen scheinbar frei, da sich um sie das Protoplasma noch nicht gesondert hat, die obersten haben bereits einen Zellenleib bekommen. Dieser Deutung stehen freilich die so bestimmten Abbildungen Kupffers entgegen, in denen die unzweifelhaften Kerne der oberen parablastischen Zellen viel kleiner erscheinen, als die mit Korbgerüsten versehenen, von mir als Kerne gedeuteten tiefer liegenden Gebilde. Doch ist es vielleicht gestattet anzunehmen, dass grade die jüngsten Kerne, so gut wie frei im Dotter steckend, besonders gut ernährt werden und deshalb viel voluminöser erscheinen; um manche ist, so viel ich sehe, auch eine dünne Protoplasmahülle zu constatiren.

Wie dies nun auch gedeutet werden müsse, so viel ist mir sicher, dass Kupffers Beobachtungen His nur in so weit unterstützen, als es sich darum handelt, für das Blut eine vom Archiblasten räumlich gesonderte Anlage darzuthun; die Ableitung von Nebendotterelementen hat sich mir auch hier unhaltbar erwiesen.

Von meroblastischen Eiern der Evertebraten möchte ich hier nur die der Cephalopoden erwähnen, bei denen, als einer der Ersten, E. Ray Lankester[1]) eine netzförmige Vertheilung des formativen Protoplasmas durch den ganzen Dotter hindurch angegeben hat. Wann die Furchung beginnt, so geht sie — vgl. auch die bekannten Schilderungen Köllikers — von demjenigen Pole aus, wo die grösste Protoplasmamenge angesammelt ist. Während der Furchung zieht sich immer mehr Protoplasma aus dem übrigen Eie heraus zum Furchungspole hin, um an der Furchung Theil zu nehmen. So wird dann eine das Ei umwachsende Keimscheibe gebildet. Später aber entstehen im Dotter, unter der Keimscheibe, die von Lankester sogenannten „Autoplasten“, d. h. kleine Zellen, die untereinander anastomosiren und anfangs getrennt von der Keimscheibe liegen. Lankester lässt deren Kerne noch auf dem Wege einer generatio spontanea aus den intralecithalen, nicht mit in die Furchung einbezogenen Protoplasmafortsätzen hervorgehen. Von Beziehungen zwischen diesen Autoplasten und der Blutbildung finden wir freilich bei Lankester nichts Genaueres; immerhin liegt es nahe anzunehmen, dass wir

1) Observations on the development of the Cephalopoda. Quart. Journ. of microsc. Sc. Vol. XV. New Ser. 1875.

es hier mit denselben Verhältnissen zu thun haben, wie ich sie für die meroblastischen Vertebraten-Eier geschildert habe.

IV.

Bisher haben wir uns nur an die meroblastischen Eier gehalten. Den Prüfstein für die Richtigkeit der Lehre vom Archiblasten und Parablasten, sowie für die verschiedenen Ansichten bezüglich der Entwickelung der Blut-Bindesubstanz, geben aber die holoblastischen Eier. Wir bleiben auch für diese zunächst bei den Wirbelthieren.

Holoblastische Eier liefern von den Vertebraten: Amphioxus, die Cyclostomen, Ganoiden, Amphibien und Säuger. Die Entwickelung der Gewebe ist bei den beiden letzteren Abtheilungen am besten bekannt, und werde ich daher besonders auf diese Rücksicht nehmen. Von den Amphibien wissen wir, namentlich durch die Untersuchungen von Götte[1]), dass die Anlage des Blutes nicht aus den drei vom gefurchten Keime unmittelbar gebildeten Keimblättern hervorgeht, sondern zuerst an der Dotterrinde auftritt. Götte selbst leitet die ersten Blutkörperchen direct von den Dotterzellen ab. Soweit ich Amphibienembryonen untersuchte, habe ich mich davon überzeugen können, dass die Zellen der drei primären Keimblätter nur zu Anlagen von Nerven, Epithel- und Drüsengewebe und Muskeln verwendet werden; ich habe wenigstens niemals Bilder gesehen, die den Gedanken an eine Blut- oder Bindegewebsentwickelung aus diesen Zellen hätten erwecken können. Dagegen sah ich auch hier immer, ebenso wie bei Vögeln und Teleostiern, die Anlagen des Blutes, der ersten Gefässwände sowie der Bindesubstanzen in den Spalten und Lücken zwischen den drei Keimblattanlagen erscheinen. Schnitte durch junge Säugethierembryonen, deren Gefässanlagen eben auftreten, geben Bilder, die in dieser Beziehung ebenfalls ganz denen der Vogelembryonen gleich sind. Blutzellen und Gefässwandungen erscheinen zuerst ausserhalb des embryonalen Leibes in der sogenannten area opaca s. vasculosa des Fruchthofes, und dringen dann diese An-

1) Götte, A.: Die Entwickelungsgeschichte der Unke. Leipzig, 1875. pag. 538 und 787. — Kurze Mittheilungen aus der Entwickelungsgeschichte der Unke. Dieses Arch. IX. p. 411. Bezüglich der Bindegewebsentwickelung ist Götte anderer Meinung; s. darüber weiter unten.



lagen hauptsächlich zwischen Mesoblast und Hypoblast gegen die Stammzone des Embryo rasch vor; doch trifft man sie bald auch in den übrigen Spalten zwischen den primären Keimblättern an. Da, wo die Gefässe zuerst auftreten, sieht man alsbald in deren nächster Umgebung Zellen, deren weitere Verfolgung lehrt, dass sie als Bindesubstanzzellen aufgefasst werden müssen und die sich durch ihre sternförmige Gestalt von den unmittelbar aus der Furchung hervorgegangenen Zellen deutlich unterscheiden. Alles dieses spricht dafür, dass hier (bei Amphibien und Säugern) bezüglich der Blut-Bindesubstanz ähnliche Verhältnisse obwalten, wie wir sie mit His für die Knochenfische, Knorpelfische und Vögel angenommen haben, und dass wir auch hier einen Archiblasten von einem Parablasten unterscheiden müssen. Die erste der eingangs aufgeworfenen Fragen würde ich also auch für die jetzt in Rede stehenden Abtheilungen der Wirbelthiere im Anschlusse an His beantworten.

Bezüglich der zweiten Frage, woher denn bei den Holoblastiern die parablastischen Gewebe stammen, liegt für His die nicht geringe Schwierigkeit vor, dass hier gar keine „Nebendotterzellen" vorhanden sind. Sehen wir zunächst, wie His diese für seine Lehre so ungünstige Sachlage zu überwinden sucht:

Von den Amphibien sagt His (Parablast, p. 78): „Die Entstehung runder Zellen aus grossen peripherischen Dotterzellen (Götte) finde ich bestätigt. Wie dieser Vorgang im Einzelnen sich gestaltet, bedarf noch der Untersuchung an frischem Material. Ich vermuthe, dass der Vorgang von dem bei Vögeln und bei Plagiostomen zu beobachtenden nur in Nebenpuncten differirt. Möglicherweise bilden sich auch hier innerhalb einer Dotterkugel durch Zerfall der Plättchen einzelne Protoplasmaballen, die dann selbstständig sich abgrenzen und frei werden."

Bei dieser Annahme wird von His übersehen, dass eine Dotterzelle eines Amphibium (oder auch „Dotterkugel," wie His sie hier ebenfalls nennt) etwas ganz anderes ist, als eine Dotterkugel eines Vogels, Selachiers oder Knochenfisches. Eine Amphibien-Dotterkugel ist einfach eine Furchungszelle, ein Resultat der Furchung des Eies und besteht niemals vor der Furchung. Dagegen ist eine Dotterkugel beim Vogel keineswegs ein Product der Furchung; sie ist ebensowohl vor wie nach der Furchung im meroblastischen Eie vorhanden und wird vom Furchungsprocesse

gar nicht tangirt. Man kann also, streng genommen, niemals eine Amphibium-Dotter-Zelle (Dotterkugel His) und deren Abkömmlinge mit einer Dotterkugel vom Vogel, Knochenfische etc. und deren (supponirten) Producten vergleichen.

Bezüglich der Cyklostomen und Ganoiden sowie des Amphioxus liegen positive Angaben von His nicht vor. Letzterer führt die nur spärlichen Mittheilungen der Autoren an, von denen keine die Herkunft der parablastischen Zellen in genügender Weise aufklärt. Wir können aber His vollkommen zustimmen, wenn er meint, dass das, was von den Amphibien gelte, ohne Bedenken auf die Cyklostomen und Ganoiden übertragen werden dürfe.

A. Kowalevsky war bis vor Kurzem der Einzige, welcher den streitigen Punct bei Amphioxus berührt hat. In seiner älteren Abhandlung (Mém. de l'Académie de St. Petersbourg. Sér. VII. T. XI. 4. pag. 9) erwähnt er frei in der Leibeshöhle der Amphioxusembryonen liegende Zellen, welche nach ihm die erste Anlage des Gefässsystems liefern sollen; doch sagt Kowalevsky ausdrücklich, dass es ihm nicht gelungen sei, über diesen Punct ganz in's Klare zu kommen. — Hatschek's neuere Arbeit [1]) gibt uns darüber leider keine weitere Aufklärung; es wird darin nur der Ort genauer bestimmt, wo das erste Blutgefäss sich anlegt. Letzteres entsteht an der Stelle, wo ventralwärts die beiden die Leibeshöhle einschliessenden Mesoblastplatten einander begegnen.

Auf die Frage, woher bei den Säugethieren diejenigen Zellen stammen, die der Blut-Bindesubstanz den Ursprung geben, fällt His, der bei der ersten Aufstellung seiner Lehre von der Duplicität der Gewebskeime offenbar den Verhältnissen der holoblastischen Eier zu wenig Rechnung getragen hatte, die Antwort schwer, wie man aus dem bezüglichen Absatze seiner jüngsten Schrift (Parablast, pag. 80) ohne weiteres ersieht. — Dass alle Beobachter in dem in den Eileiter eingetretenen Säugethiereie ausser dem Hauptdotter noch eine oder mehrere kernhaltige Zellen annehmen, wie His sagt, möchte ich nicht vertreten. Schon vorhin habe ich auf Schwächen der Lindgreen'schen Untersuchung, auf welche His, wenn auch mit einer gewissen Reserve, sich beruft, hingewiesen.

1) Hatschek, B., Studien über Entwickelung des Amphioxus. Arbeiten aus dem zool. Institute der Universität Wien. Thl. IV. Heft 1. 1881. p. 1.



Wie aus dem bis jetzt über die holoblastischen Eier und deren erste Entwickelung Bekannten ersichtlich ist, sind sie der His'schen Lehre von einer Duplicität der Gewebsanlagen strengster Observanz nicht günstig. Vermochten wir schon für die meroblastischen Eier einer absolut durchgehenden Trennung von Parablast und Archiblast, i. e. der Lehre der Herkunft des ersteren vom weissen Dotter, resp. eingewanderten Leucocyten, nicht zuzustimmen, so geht dies noch viel weniger für die holoblastischen Eier an. Die ganze Argumentation von His bezüglich der Abstammung der parablastischen Zellen bei Holoblastiern lässt sich nicht in ungezwungenen Einklang bringen mit dem, was er über die Meroblastier lehrt. Ich hoffe zu zeigen, dass ein solcher Einklang besteht, wenn man die Parablast-Zellen bei den Meroblastiern in der Weise ableitet, wie ich das vorhin gethan habe. Meine Auffassung der Dinge ist folgende:

Wie aus meiner Schilderung der meroblastischen Eier hervorgeht, besteht kein principieller Unterschied zwischen holoblastischen und meroblastischen Eiern, sondern nur eine graduelle Verschiedenheit, je nach der Quantität des an der Bildung des Eies participirenden Nahrungsdotters. Ordnen wir nach diesem Gesichtspuncte die uns bekannten Eier der Thierreihe, so dürften die Eier gewisser kleiner Nematoden (Cucullanus z. B.) und einiger Insecten (Pteromalinen nach Ganin), als mit dem geringsten Gehalt an Nahrungsdotter versehen, die Spitze bilden. Es würden dann die Eier von der Beschaffenheit des Säugethier-Eies folgen; in diese Abtheilung gehören auch eine grosse Anzahl von Evertebraten-Eiern. Unmittelbar schliesst sich diesen an das Amphioxus-Ei, diesem wieder die Eier der Urochordata (Ascidien, Pyrosomen, Salpen). Weiter würden wir zu den Eiern der Cyclostomen und Amphibien gelangen, auf welche die Ganoiden folgen. Unter diesen dürften die Knochenganoiden (Lepidosteus), vgl. die neueren Angaben Balfours und N. Parkers[1]), den grössten Gehalt an Nahrungsdotter unter den Holoblastiern besitzen und würden diese unmittelbar zu den meroblastischen Eiern der Teleostier überleiten, denen sich viele Arthropoden, namentlich die grösseren Crustaceen, anschliessen. Diesen stehen wieder die Cephalopoden nahe; die

1) Balfour, F. M., Handbuch der vergleichenden Embryologie, übersetzt von Vetter. Bd. II. p. 92 ff.

Selachier-, Reptilien- und Vögeleier bilden, als mit der grössten Portion Nahrungsdotter versehen, den Schluss der Reihe. Diese Ordnung der verschiedenen Eiformen nach dem allmählich steigenden Gehalte an Nahrungsdotter ist von grösster Wichtigkeit für das Verständniss der verschiedenen Formen des Furchungsprocesses. Da die Furchung nach allen ihren wesentlichen Attributen nur eine rasch in regelmässiger Folge sich wiederholende Zelltheilung ist, so begreift sich, unter der Voraussetzung, dass der Nahrungsdotter kein Zellprotoplasma, sondern eine in das ursprüngliche Eiprotoplasma aufgenommene, nicht mit Lebenseigenschaften ausgestattete Substanz sei, dass die Furchung in ihrem Ablaufe desto mehr einer gewöhnlichen Zelltheilung entsprechen müsse, je freier die Eizelle von Nahrungsdotter ist, je mehr also das Ei einer gewöhnlichen Zelle gleicht. Bei den Eiern von Cucullanus, bei denen der Pteromalinen treffen wir auch in der That einen solchen Theilungsvorgang, d. h. das Ei zerfällt in zwei gleiche Stücke, diese je wieder in zwei gleiche und so fort. Es trifft dieser Modus der Furchung, den Haeckel[1]) bekanntlich als den „primordialen" bezeichnet hat, vielleicht jedoch für kaum ein Ei vollkommen zu; denn auch bei Cucullanus und den Pteromalinen ist immer etwas Nahrungsdotter im Eie vorhanden, und dieser ist nicht gleichmässig im Eie vertheilt. Diese ungleichmässige Vertheilung des Nahrungsdotters besteht übrigens für alle Eier ohne Ausnahme und steigert sich vielfach in dem Maasse, als die Quantität des Nahrungsdotters überhaupt zunimmt. Für das Verständniss des Furchungsprocesses ist die Vertheilung des Nahrungsdotters im Ei von eben so grosser Wichtigkeit, wie die vorhin besprochene Menge desselben. Während diese indessen bei der Classificirung der Eier volle Berücksichtigung gefunden hat, ist das für die Vertheilung des Nahrungsdotters, wenn wir die genannte Haeckel'sche Arbeit ausnehmen, bisher nicht in dem Maasse der Fall gewesen.

Es ist klar, dass eine Zelle, welche mit wenig fremden Bestandtheilen belastet ist, sich viel leichter und schneller wird theilen können. Dass das richtig sei, lehrt auch die Beobachtung: diejenigen Zellen, an welchen wir vorzugsweise Theilungserscheinungen beobachten, sind solche, die aus reinem jungen frischlebendigen Protoplasma bestehen; seltener und langsamer verläuft

1) Haeckel, E., Die Gastrula und die Eifurchung der Thiere. Jenaische Zeitschrift. Bd. IX. 1875.

ein Theilungsprocess an Zellen, welche mit Fettpartikelchen oder anderm fremden Materiale geschwängert sind. Haben wir nun eine grosse Zelle, wie das Ei, und ist in dieser Zelle, die wie ein Ballast wirkende Nahrungsdottermasse ungleich vertheilt, so dass an einem Eipole das Protoplasma, an dem anderen der Nahrungsdotter überwiegt, so wird stets die Theilung an dem Keimpole rascher fortschreiten, als an dem Dotterpole [1]). Das schönste Beispiel dieser Art bietet das Ei von Amphioxus, wie uns Hatschek, l. c., vor kurzem dessen Furchung kennen gelehrt hat. Nachdem die 4 ersten Furchungskugeln in ziemlich gleicher Grösse gebildet sind, schreitet von da ab die Theilung in ungleichen Stücken weiter. Die dritte Furche tritt aequatorial auf, nachdem die beiden ersten meridional verliefen; sie scheidet vier kleinere ectodermale Zellen von vier grösseren mit mehr Nahrungsdotter versehenen entodermalen ab. Von der sechsten Furchung an geht auch die Theilung der dem Keimpole näheren ectodermalen Zellen rascher vor sich. Sehr bemerkenswerth ist auch die Angabe Hatscheks (p. 20), dass am Keimpole, da, wo das Richtungskörperchen ausgestossen wird, eine hellere dotterärmere Protoplasmamasse schon beim ungefurchten Eie vorhanden sei.

In vielen Fällen, bei andern Eiern, ist es, als ob sich, bevor es zu einer weiteren Theilung kommt, in jeder Furchungskugel erst das Protoplasma vom Nahrungsdotter etwas sondere und an einem Pole der Furchungskugel sich mehr ansammle, während der andere relativ um so stärker mit Nahrungsdotter belastet bleibt. Wenn nun die weitere Furchung erfolgt, so haben wir keine reine Theilung mehr, sondern der Protoplasmapol der betreffenden Furchungszelle schnürt sich von deren Dotterpole ab, ähnlich wie bei einem Knospungsvorgange. Man kann das direct beobachten und sieht dabei, dass der eine Pol (Protoplasmapol) der Furchungskugel, bevor er sich abschnürt, viel heller wird, indem die Nahrungsdotterelemente sich aus ihm zurückziehen. Ich erinnere hier, bezüglich älterer Beschreibungen, besonders an die treffliche Schilderung der Cephalopodenfurchung von Kölliker [2]), dann an

1) Andere Namen für den Keimpol sind: oberer Pol, Protoplasmapol, Bildungspol, animaler Pol — für den Dotterpol: unterer Pol, vegetativer Pol etc. Vgl. Balfour: Vergleichende Embryologie.

2) Entwickelungsgeschichte der Cephalopoden, Zürich 1844, s. a. Entwickelungsgeschichte des Menschen und der höh. Thiere. Leipz. 1879, p. 59 ff.

die neueren Schilderungen von Flemming[1]) und Bobretzky[2]), welchen ich durchaus zustimmen kann. Wie ersichtlich, kommt es auf diese Weise bei fortschreitender Furchung alsbald zu einer bedeutenden Verschiedenheit der Furchungszellen nach Grösse und nach Gehalt an Nahrungsdotter. Die kleineren dotterfreien eilen, je mehr sie mit fortschreitender Furchung sich vom Nahrungsdotter befreit haben, desto schneller den grösseren mit Dotter beschwerten Furchungszellen in der Theilung vorauf und häufen sich (als die leichteren) auch stets an dem bei ungehemmter Lage des Eies oben liegenden Eipole an; sie liefern den primären Epiblasten. Die grösseren dotterhaltigen Zellen bleiben im Furchungsprocesse immer zurück und stellen, sobald der Epiblast sich abgesondert und als Keimblatt gelagert hat, den primären Hypoblasten dar. Eine so mit Bildung ungleicher Theilungsproducte ablaufende Furchung nennt man nach Haeckel eine „inaequale" und sie ist, wie ich meine, die einzige Form der Furchung, die überhaupt vorkommt. Ich zweifle sehr, ob eine primordiale (aequale) Furchung im strengen Wortsinne angenommen werden kann; wenigstens habe ich bei den Eiern der kleinen Nematoden, denen man sonst eine primordiale Furchung zuschreibt, stets im weiteren Verlaufe eine Ungleichheit der Furchungszellen beobachten können. (Pteromalinen-Eier habe ich bis jetzt zu untersuchen nicht Gelegenheit gehabt.) Dass Amphioxus, dem Haeckel eine primordiale Furchung zuschreibt, eine solche nicht besitzt, ist, wie wir sahen, durch Hatscheks neuere Untersuchung dargethan. Was Haeckel als discoidale Furchung beschreibt — d. h. die Furchung der meroblastischen Vertebraten-Eier — und als superficielle, d. h. die Furchungsform mancher Arthropoden-Eier, deren Nahrungsdotter central liegen bleibt, während an der Peripherie die Furchungszellen sich ansammeln, lässt sich ungezwungen als einfache, durch die Art der Vertheilung des Nahrungsdotters und dessen Menge bedingte Variante auf die inaequale Furchung zurückführen.

Versuchen wir dies noch etwas näher darzulegen: Wir können alle Furchungsformen als Glieder einer Reihe betrachten, deren Ordnung sich im Wesentlichen nach dem Gehalte der Eier an

1) Studien in der Entwickelungsgeschichte der Najaden. Sitzungsber. der Wiener Akademie 1875. Vol. LXXI.

2) Studien über die embryonale Entwickelung der Gastropoden. Dieses Arch. XIII. p. 95. 1877.



Nahrungsdotter richtet. An der Spitze stehen die Eier mit dem geringsten Nahrungsdotter (Cucullanus, Pteromalinen u. a.); hier verläuft, wie gesagt, die Furchung fast aequal. — Bei Amphioxus, bei den Säugethieren und anderen tritt der inaequale Typus bereits deutlich auf; aber der Nahrungsdotter ist noch nicht in so reichlicher Quantität vorhanden, dass er den Zellencharacter selbst derjenigen Furchungskugeln, welche ihn am reichlichsten enthalten, so wie deren celluläre Functionen beeinträchtigte. Anders steht es schon mit den Cyklostomen, Amphibien und Ganoiden. Nehmen wir hier die am längsten und allgemeinsten bekannte Furchung des Froscheies als Typus, so zeigt sich, dass nach Ablauf der Segmentation zwar alle Furchungsproducte noch die morphologischen Charactere von Zellen besitzen, jedoch zum grossen Theile die physiologischen Eigenschaften solcher verloren haben. Die weitaus grösste Zahl der sogenannten „Dotterzellen" des gefurchten Froscheies ist derart mit Nahrungsdotter überladen, dass sie einer weiteren Vermehrung und morphologischen Verwendung unfähig geworden sind und als todtes Nahrungsmaterial von dem sich entwickelnden Embryo aufgebraucht werden. Es scheint, dass ein gewisses Verhältniss zwischen Protoplasma und Nahrungsdotter in einer und derselben Zelle eingehalten werden muss, damit letztere noch formative Verwerthung finde und vermehrungsfähig bleibe. Beim Beginne der Furchung ist dieses Gleichgewichtsverhältniss auch in keiner Furchungskugel gestört; je weiter der Process aber voranschreitet, desto mehr zieht sich das Protoplasma aus dem Nahrungsdotter heraus, und so bleiben dann schliesslich eine gewisse Anzahl Furchungselemente übrig, deren Leben durch eine relativ zu grosse Menge in ihnen enthaltenen Nahrungsdotters gleichsam erstickt wird.

Von den Eiern der Amphibien, Cyklostomen und Ganoiden bis zu den meroblastischen Eiern ist nur ein kleiner Schritt. Letztere enthalten von vornherein so viel Nahrungsdotter, dass eine Theilung der ganzen Masse schon unmöglich ist. Bereits bei der Bildung des Eies ist hier das Protoplasma aus der Dottermasse herausgetreten und zieht sich, so weit es (in Form der Keimfortsätze) noch darin steckt, im Laufe der Furchung unter der Gestalt der von mir sogenannten secundären Furchungszellen nach und nach fast ganz heraus. Es bleibt dann ein beinahe reiner Nahrungsdotterklumpen übrig, der gar nicht erst in einzelne Segmente zerfällt wurde.

Besonders instructiv ist der Ablauf der Furchung bei vielen Arthropoden, wie ihn namentlich Haeckel (l. c.), Bobretzky[1]), Metschnikow[2]), H. Ludwig[3]), E. van Beneden[4]) u. A. neuerdings geschildert haben. Es scheinen hier fast alle Furchungszellen so sich zu bilden, wie die secundären Furchungszellen bei den Knochenfischen und Vögeln, d. h. das Keimprotoplasma ist hier beim Beginn der Furchung so innig mit einer grossen Portion Nahrungsdotter gemengt, dass einmal eine Zerfällung der ganzen Eimasse nicht erfolgen kann, andererseits aber auch kein besonderer Keim besteht, der, ähnlich wie beim Vogel, zunächst einer eigentlichen Furchung anheimfiele. Hier muss also die Segmentation unter einem ganz anderen Bilde, dem einer massenhaften scheinbar freien Zellenbildung im Dotter, auftreten. Das Protoplasma zieht sich, um diesen Ausdruck wieder zu gebrauchen, in kleinen Stücken in Zellenform nach und nach aus dem Ei heraus und sammelt sich — wie unter diesen Umständen auch leicht erklärlich, da kein bevorzugter Punct am Ei existirt — am ganzen Umfange des letzteren an, dort die Perimorula Haeckels und alsbald die Periblastula bildend (superficielle Furchung)[5]).

Sonach ergibt sich ein inniger Zusammenhang zwischen den verschiedenen Eiformen, die alle von einer Grundform ableitbar

---

1) Bobretzky: Ueber die Bildung des Blastoderms und der Keimblätter bei den Insecten. Zeitschr. f. wissenschaftl. Zool. XXXI. 1878. p. 195.

2) Metschnikow: Embryologie der doppelfüssigen Myriapoden (Chilognathen). Ibid. XXIV. 1874. p. 253.

3) Ludwig, H.: Ueber die Bildung des Blastoderms bei den Spinnen. Ibid. XXVI. 1876, p. 470.

4) E. van Beneden: Recherches sur la composition et la signification de l'oeuf. Mém. couronnés etc. publiés par l'Académie royale de Belgique. T. XXXIV. 1870. p. 136 et 248.

5) Der Ausdruck „superficielle Furchung", den Haeckel auch für diese Fälle gebraucht, passt, wie man sieht, nicht ganz; nur für einige, wo das Protoplasma von vorn herein gleichmässig an der Peripherie vertheilt ist, wie z. B. bei Peneus (nach Haeckel) ist er zutreffend. Aehnlich, wie es hier geschehen, erklären E. R. Lankester und Balfour (s. des Letzteren vergl. Embryologie I. p. 88 ff.) die Furchungserscheinungen. Beide nehmen auch allmähliche Uebergänge an, doch schaffen sie eine schärfere Trennung zwischen den von ihnen sogenannten alecithalen und telolecithalen Eiern einerseits und den centrolecithalen andererseits. Die hier versuchte, auf eine Grundform zurückgeführte Gruppirung dürfte die einfachste sein.

sind, und in gleicher Weise ein Zusammenhang zwischen dem Aufbau des Eies und der Form der Furchung, der es nach der Befruchtung unterliegt.

An der Hand der hier recapitulirten, zwar nicht neuen, aber doch vielleicht in etwas abweichender Weise nach zum Theil neuen Gesichtspuncten geordneten Thatsachen lässt sich nun auch eine Brücke zwischen dem Parablast der meroblastischen und holoblastischen Eier finden. Meine Meinung bezüglich der Herkunft des Parablasts der letzteren ist folgende:

Wann die Furchung scheinbar abgeschlossen ist, und die Blätterbildung beginnt, muss es nach dem eben Erörterten auch bei den holoblastischen Eiern immer eine Anzahl Furchungszellen geben, welche eine unverhältnissmässig grosse Portion Nahrungsdotter enthalten und, so zu sagen, mit ihrem Theilungsprocesse noch nicht ganz fertig sind. Diejenigen Zellen nun, welche zur Gewebebildung reif sind, ordnen sich alsbald in die primären Keimblätter ein und liefern, ganz wie bei den meroblastischen Eiern, den Archiblasten; die eben bezeichneten noch nicht fertigen, mit Nahrungsdotter überladenen Formen schnüren nun noch später kernhaltige Protoplasmastücke ab, welche den Parablasten liefern. Ist, wie wahrscheinlich beim Amphioxus und den Säugethieren, der Nahrungsdotter nicht zu reichlich vertreten, so können diese später reifenden Zellen mit ihrer ganzen Masse in die Parablastbildung eintreten, d. h. auch die nach wiederholten Abschnürungen, resp. ungleichen Theilungen, bleibenden Reste sind noch lebendige Zellen und zur Gewebsbildung fähig. Ist aber, wie z. B. bei den Amphibien, in den noch unfertigen nahrungsdotterreichen Elementen zu viel Dotter vorhanden, so wird, nach Aussonderung des zu Parablastzellen werdenden Protoplasmas, der nahrungsdotterhaltige Rest zu weiterer formativer Verwendung untauglich und kann nur noch als Nahrungsmaterial dienen.

Man wird natürlich die Beweise zur Unterstützung dieser Meinung fordern müssen. Sie liegen erstens in der Thatsache, dass alle parablastischen Zellen auch bei den Thieren mit holoblastischen Eiern in einer späteren Periode auftreten, was völlig mit dem durch die Theorie Geforderten übereinstimmt. Zweitens aber erinnere ich wiederholt an das in dieser Beziehung ungemein lehrreiche Verhalten der Amphibien. Wie alle Forscher angeben und namentlich Götte hervorgehoben hat, findet hier die Blutbildung

unmittelbar unter dem Hypoblasten in der oberflächlichen Dotterzellenschicht statt. Hier müssen sich aber, nach dem Gesagten, gerade diejenigen Zellen befinden, welche einerseits noch einen gewissen Gehalt an lebendigem Protoplasma haben, um Zellen abschnüren zu können, andererseits aber doch schon so viel Nahrungsdotter zeigen, dass diese Abschnürung nur langsam, erst nach der bereits erfolgten primären Blätterordnung geschehen kann. Dass nun thatsächlich die ersten Blutzellen aus diesen Dotterzellen hervorgehen, hat Götte erwiesen und wird auch von den Meisten anerkannt; ich vermag ebenfalls seine Angaben zu bestätigen. Sehr nahe liegt es, diese Verhältnisse auch bei den Ganoiden und Cyclostomen anzuerkennen, obgleich wir für diese noch genauere Beobachtungen vermissen. Salensky[1]) gibt an, dass die ersten Blutkörperchen aus Hypoblastzellen hervorgehen, welches, da Hypoblast und Dotterzellen derselben Anlage angehören, zu den Amphibien stimmen würde. Später sollen indessen, bei der Bildung des Herzens, auch aus dem Mesoblasten Blutkörperchen gebildet werden. Das Bindegewebe (der skeletogenen Schicht) wird aus den Urwirbeln abgeleitet. — Für die Eier der Säuger und des Amphioxus fehlen uns, wie wir vorhin sahen, ebenfalls noch die einschlägigen Beobachtungen; doch darf man schliessen, dass ein ähnlicher Modus auch hier das Nächstliegende ist. Jedenfalls stimmen die spärlichen Thatsachen, welche für die erste Herkunft des Blutes, bezw. Parablasts, bei den Holoblastiern vorliegen, viel besser zu der von mir hier vertretenen Auffassung, als zu der durch His vorgebrachten Lehre.

V.

Bisher ist der Evertebraten nur gelegentlich gedacht worden. His geht auf dieselben nur bei Besprechung der Hertwig'schen Arbeit ein. Als Resultat der vorliegenden Untersuchungen ergibt sich ihm, dass (p. 94, Parablast) „bindesubstanzbildende Wanderzellen (Leucocyten) in weitester Verbreitung auch bei den Wirbellosen vorkommen.“ His bestreitet den Brüdern Hertwig, dass irgendwo schon der sichere Nachweis erbracht

---

1) Salensky: Entwickelungsgeschichte des Acipenser Ruthenus. Arbeiten der naturwissenschaftl. Gesellsch. in Kasan. VII. Bd. 3. Abth. 1878. (Nach einer mir von Dr. Usskow gelieferten Uebersetzung).



sei, dass solche Zellen bei Wirbellosen auch archiblastische Gewebe lieferten. — So weit mir die diesbezügliche Literatur bekannt ist und so weit meine eigenen Untersuchungen auf diesem Gebiete reichen, kann ich His nur beistimmen. Woher die Leucocyten der Wirbellosen stammen, ist eine bisher kaum in Angriff genommene Frage. Einiges lässt sich jedoch zu Gunsten der Ansicht anführen, dass sie in gleicher Weise entstehen, wie es von mir für die Vertebraten angenommen wurde. So erinnere ich in erster Linie an die bereits erwähnten Angaben von E. Ray Lankester über die Cephalopoden. Hieran schliesst sich die Darstellung desselben Autors über die Entwickelung von Pisidium[1]). Es werden hier sternförmige Zellen, die nachträglich aus den Dotterzellen hervorsprossen und sich dem Mesoblasten zugesellen, beschrieben. Was Rabl[2]) von der Mesoblastbildung bei Anodonta berichtet, lässt sich ebenfalls hier verwerthen: Hypoblast und Mesoblast entstehen aus einer einzigen grossen Furchungskugel, die Mesoblastelemente zum Theil auf dem Wege der Segmentation, zum Theil, und zwar in einem späteren Stadium, durch Knospung; letztere bilden die Begrenzung der ursprünglichen Leibeshöhle. — Sehr wichtig scheinen mir die Angaben von A. Dohrn[3]), denen zufolge bei Insekten aus den Dotterzellen nachträglich sich noch kleinere protoplasmatische Körper abschnüren, in die bereits angelegten Organe eindringen und, zum Theil wenigstens, zu Blutkörperchen und Bindegewebszellen werden. — Auch die hochinteressanten Erfahrungen von Weismann[4]) an Rhodites Rosae (Rosen-Gallwespe) gehören hierher. Bei Rhodites theilt sich der Furchungskern; das eine Theilstück wandert zum hintern, das andere zum vorderen Eipole. Durch weitere Theilung des hintern Polkerns und Zellbildung um diese Tochterkerne entsteht das Blastoderm. Erst, wenn letzteres gebildet ist, theilt sich auch der vordere Polkern; um dessen

---

1) E Ray Lankester: On the developmental history of the Mollusca. London Philosoph. Transact. 1875.

2) C. Rabl: Ueber die Entwickelungsgeschichte der Malermuschel. Jenaische Zeitschr. für Med. und Naturw. X. 1876.

3) A. Dohrn: Notizen zur Kenntniss der Insectenentwickelung. Zeitschrift für wissenschaftl. Zool. XXVI. 1876.

4) A. Weismann: Beiträge zur Kenntniss der ersten Entwicklungsvorgänge im Insectenei. Beiträge zur Anatomie und Embryologie. Festgabe an J. Henle. Bonn, 1882. Cohen & Sohn. p. 80.

Theilkerne sammelt sich dann auch noch Protoplasma aus dem Dotter, und so entstehen die sogenannten „inneren Keimzellen," welche die Wand des Mitteldarms bilden und auch zum Mesoblasten hinzutreten. Bei Graber[1]) finden wir ähnliche Angaben, denen zufolge man also bei der Insecten-Entwickelung zweierlei Zellen auftreten sieht, die man (m.) als primäre und secundäre unterscheiden könnte. Alles spricht dafür, dass Blut und Bindesubstanz aus den später entstehenden sog. inneren Keimzellen hervorgehen, wenn auch der specielle Nachweis noch aussteht.

Ich könnte diese Citate leicht noch reichlich vermehren und es würde sich aus allen ergeben, dass etwas einer secundären Furchung ähnliches häufig bei Wirbellosen beobachtet ist, indem nach Abschluss der Keimblattbildung aus den noch nicht definitiv abgefurchten, nahrungsdotterreicheren Eiresten sich noch nachträglich Zellen bilden, deren Uebergang in Blut- und Bindegewebs-Zellen von Einigen direct behauptet wird, im Allgemeinen wenigstens sehr wahrscheinlich ist. Immer aber sind es (s. besonders bei Weismann l. c.) dieselben Elemente des Eies, aus denen auch das archiblastische Material stammt; es besteht nur eine zeitliche und räumliche Verschiedenheit der Bildung, keine scharf durchgreifende Trennung, wie es nach der Theorie von His gefordert werden sollte.

In dieser Fassung gewinnt die Lehre von der Herkunft der parablastischen Zellen eine einheitliche Gestalt, sowohl für die holoblastischen wie für die meroblastischen Eier — sowohl für die Wirbelthiere wie für die Wirbellosen. Darf ich das Wesentliche meiner Anschauung hier noch einmal zusammenfassen und es der Theorie von His gegenüberstellen, so meine ich Folgendes: Die Furchung sämmtlicher Eier derjenigen Thiere, bei denen überhaupt eine Blut- und Bindesubstanz vorkommt, läuft nicht in gleichmässiger Weise bis zu Ende ab, sondern man muss eine primäre und secundäre Furchung unterscheiden[2]). Die erstere

1) V. Graber: Vorläufige Ergebnisse einer grösseren Arbeit über vergl. Embryologie der Insecten. Dieses Arch. XIV. 1878. p. 630.

2) Ich weiss sehr wohl, dass die Bezeichnung „Furchung" für das, was ich „secundäre Furchung" nenne, Vielen nicht gefallen wird. Der Modus der Zellenbildung bei letzterer ist von dem Processe einer gewöhnlichen Furchung ja sehr verschieden, oft einer Knospung gleich. Indessen thut der Name nichts zur Sache, und, wenn wir einmal unter „Furchung" diejenigen

zerlegt das Ei, so weit es überhaupt furchungsfähig ist, in eine Anzahl Zellen, welche reif zur Gewebebildung sind. Diese bilden dann die primären Keimblätter. Ein Rest von unreifen Furchungs-Zellen (bei den holoblastischen Eiern) oder von Eiprotoplasma, welches noch nicht in Zellform übergeführt wurde (bei den meroblastischen), bleibt übrig. Weder diese unreifen Zellen — so mag man sie wohl am besten nennen — noch das nicht zu Zellen umgeformte Protoplasma treten für jetzt in den integrirenden Bestand der Keimblätter ein. An diesem Material vollzieht sich vielmehr erst später eine weitere Zellenbildung, die „secundäre Furchung." Die unreifen, mit Nahrungsdotter überladenen Zellen der holoblastischen Eier theilen sich oder, wenn man will, „furchen" sich weiter, oder es schnüren sich von ihnen die protoplasmareicheren Partien ab, während der Rest als Nahrungsmaterial verbraucht wird, — die ungeformten Protoplasmareste (Keimfortsätze) der meroblastischen Eier werden in Zellen abgetheilt. Die Kerne aller dieser durch secundäre Furchung neugebildeten Elemente stammen in letzter Instanz vom Furchungskern ab. Das so (secundär) gewonnene Zellenmaterial wandert zwischen die primären Keimblätter ein und wird zur Blut-Bindesubstanz.

Ich stimme also, wie schon Eingangs hervorgehoben, mit His in einer Hauptsache, in der Unterscheidung der archiblastischen von den parablastischen Geweben, überein. Auch darüber, welche von den definitiven Geweben des Körpers wir zu den archiblastischen, welche zu den parablastischen zählen sollen, herrscht kein namhafter Zwiespalt (vgl. darüber weiter unten). In einem andern Hauptpuncte dagegen gehen wir weit auseinander. Bei His findet sich eine strenge durch nichts vermittelte Scheidung zwischen beiderlei Gewebsgruppen; nirgends, auch nicht einmal in der Eizelle, besteht zwischen ihnen ein Berührungspunkt. Ich gehe nicht so weit. Wie unschwer aus meiner Darstellung ersichtlich sein dürfte, ist im Protoplasma der Eizelle und dem Furchungskern die gemeinsame Quelle aller Gewebe gegeben: die Anlagen der einen Abtheilung (der archiblastischen) entwickeln sich nur früher, die andern (parablastischen) später, jedoch aus demselben

---

Zellenbildungsprocesse begreifen, welche direct am Material der Eizelle vor sich gehen — nicht an den Zellen der Keimblätter —, so lässt sich der Name „secundäre Furchung" auch vertheidigen.

Protoplasma. Hier besteht also zwischen His und mir ein einschneidender Unterschied der Ansichten, der die weittragendsten Consequenzen birgt. Nach His' Theorie z. B. würde es gar nicht möglich sein, dass einmal aus einem Leucocyten parablastischer Abkunft etwa eine Epithelzelle, oder eine Muskelzelle, oder sonst irgend etwas archiblastisches entstünde, oder umgekehrt; während bei meiner Auffassung eine solche Möglichkeit wenigstens nicht von vorn herein ausgeschlossen ist. Ob factisch so etwas vorkommt, ist freilich eine andere Frage, und bin ich zur Zeit, gestützt auf zahlreiche eigene neuere Untersuchungen über die Regeneration der Gewebe, durchaus nicht geneigt anzunehmen, dass unter normalen Verhältnissen sich Epithelien aus Bindegewebszellen, oder aus Muskelzellen, oder aus Nervenzellen regenerirten, oder dass sich einmal Bindegewebe aus Epithelien oder Muskelfasern u. s. w. entwickelte. Weder meine eigenen Erfahrungen, noch eine gewissenhafte Prüfung der verlässlichen Literatur haben mir irgend einen positiven Anhaltspunkt dafür gegeben. Ich darf wohl hinzufügen, dass ich auch hinsichtlich der pathologischen Neubildungen meinem früheren Standpuncte durchaus treu geblieben bin. Freilich kann ich jetzt in dieser Beziehung weniger mehr aus eigener Erfahrung, als aus der Erwägung der neueren Publicationen Anderer sprechen. Immerhin darf ich sagen, dass ich darin noch keine zwingenden Gründe gefunden habe, meinen bisherigen Standpunct zu verlassen.

Man könnte mir nun vielleicht einwenden, dass ich gar kein Recht hätte, die Gewebe später auseinander zu halten, von einer Specificität derselben zu sprechen, wenn ich eine gemeinsame Ursprungsquelle annehme. Ein solcher Einwand berücksichtigt aber nicht den Umstand, dass die Anfangs mehr indifferenten Bildungszellen im weiteren Verlaufe ihrer Entwickelung sehr wohl einen specifischen Character erlangen können, den sie von diesem Zeitpuncte ab bewahren und auch auf ihre Nachkommen übertragen. Dass dieser Character unter allen Umständen „indelebilis“ sei, soll damit nicht behauptet werden. Wie es aber neben dem Anpassungs-Vermögen auch eine Vererbung gibt, so können auch, meiner Meinung nach, im Reiche der Gewebe einmal erlangte und durch Jahrtausende bewahrte Charactere der Nachkommenschaft als zunächst unveräusserliches Gut übermacht werden. Dabei gibt es, wie im Reiche der Individuen, so auch unter den Geweben grössere

und geringere Verschiedenheiten. Durch eine grössere Kluft getrennt sind die archiblastischen und die parablastischen Gewebe von einander, als die verschiedenen archiblastischen Gewebe, oder gar die Varianten der parablastischen Gewebe unter sich. Bei diesen letzteren sind bekanntlich Uebergänge von einem zum anderen nichts seltenes. Bei den niederen Organismen scheint eine scharfe Trennung zwischen Epithel- und Muskelgewebe nicht zu bestehen, wenigstens sind Uebergänge bekannt gemacht worden[1]). Und was das Verhältniss zwischen Epithel und Nervengewebe betrifft, so wissen wir ja, dass eine und dieselbe Keimblattanlage auch bei den höchstorganisirten Geschöpfen beide noch vereinigt; haben dieselben sich aber aus dieser Anlage einmal gesondert, dann tritt auch eine bleibende Trennung ein.

Alles dieses zeigt, dass eine genetische Sonderung der Gewebe in archiblastische und parablastische, so wie eine weitere Differenzirung dieser in Unterabtheilungen, sehr wohl vereinbar ist mit der Auffassung, dass sie alle eine gemeinsame Wurzel im Eiprotoplasma haben, und dass wir nicht nöthig haben, mit His die Trennung im Archiblast und Parablast auch bis in die Anfänge der Eizelle zu übertragen.

Die von mir hier vertretene Auffassung stimmt in manchen Puncten mit der Lehre der Brüder Hertwig[2]) überein. Ich habe wohl nicht nöthig, hier eine Analyse ihrer hochbedeutenden Arbeit zu wiederholen, da His eine solche in ausführlicher Weise mit wohlbegründeter Kritik gegeben hat (Parablast p. 89 ff.). Nur auf die Unterschiede möchte ich aufmerksam machen, welche zwischen dem Hertwig'schen „Mesenchym“ und dem Parablast in dem von mir angenommenen Sinne bestehen:

---

1) N. Kleinenberg: Hydra, eine anatomisch-entwickelungsgeschichtliche Untersuchung. Leipzig, 1872. 4. — O. Hertwig: Ueber die Muskulatur der Coelenteraten. Sitzungsber. d. Jenaischen Gesellsch. f. Med. und Naturw. für 1879. p. 142. Jenaische Zeitschr. für Naturw. Bd. XIII. Vgl. auch O. u. R. Hertwig: Die Actinien. Ibid. Bd. XIV. p. 42.

2) Oscar und Richard Hertwig: Die Coelomtheorie. Versuch einer Erklärung des mittleren Keimblattes. Jen. Zeitschr. für Naturw. XV. 1882.

Zunächst vermisst man in der Hertwig'schen Darstellung eine präcise Angabe über die Quellen des von ihnen sogenannten Mesenchym-Gewebes. Die Brüder Hertwig lassen dasselbe aus Wanderzellen entstehen, welche aus dem „epithelialen Verbande" ausscheiden, das heisst also von einem der bereits gebildeten Keimblätter abstammen, und in den Interstitien dieser Keimblätter ohne feste Ordnung sich ablagern (s. l. c. p. 3. 80. 120. 122.) Wir bleiben dabei über die Herkunft dieser Zellen, wenn wir dieselbe genauer angeben sollen, im Dunkeln; nur bezüglich ihrer Gruppe der „Enterocoelier", wozu auch die Wirbelthiere gehören, geben die Verff. an, dass hier das Mesenchym meist von den Wandungen der Leibeshöhle ausgehe. — Ich habe hier den Versuch gemacht, die Abstammung des Parablasten genauer zu formuliren. — Von den subgerminal bei den Meroblastiern auftretenden Kernen und Zellen ist bei den Brüdern Hertwig nirgends die Rede; ferner wird z. B. beim Vergleiche des Mesenchyms der Mollusken mit denen der Ctenophoren (pag. 8) ziemlich summarisch verfahren. Es ist doch sicherlich keine so „geringfügige Verschiedenheit", ob eine Zelle aus Zellen abgeleitet wird, die schon Bestandtheile von Keimblättern sind, oder von Elementen, die, wie bei den Mollusken, mit der Furchung noch nicht fertig sind. Darin liegt eben der Hauptunterschied meiner Auffassung von der der Brüder Hertwig, dass meine Parablastzellen von Elementen abstammen, welche noch zum Furchungsmaterial gehören, während ihre Mesenchymzellen schon Bestandtheile der Keimblätter waren oder doch von solchen herrühren. Immerhin lässt sich aber bezüglich der Herkunft der Zellen eine Verständigung zwischen der Hertwig'schen Auffassung und der meinigen leichter finden, als zwischen mir und His. Mit His theile ich aber ein Bedenken gegen das Mesenchym, und zwar gegen seine weiteren Umwandlungen, wie diese von den Brüdern Hertwig zugelassen werden. Nicht allein Bindesubstanzgewebe, sondern auch Nerven und Muskelzellen sollen aus demselben hervorgehen und ist damit einer strengeren Scheidung zwischen Mesenchym und archiblastischen Geweben (epithelialen Keimblattproducten Hertwig) wieder der Boden entzogen. Ich kann mich in dieser Beziehung den Einwänden, welche His vorgebracht hat, nur anschliessen, und müsste vorzugsweise dessen Argumente wiederholen, wenn ich des weiteren hier darauf eingehen wollte.

Ein Umstand ist hier noch zu berühren, ich meine das Verhältniss des Parablasten zum Hypoblasten, da die Angabe, dass der Hypoblast sich aus Parablastzellen aufbaue, oder doch verstärke, von verschiedenen Seiten gemacht worden ist. So haben Lereboullet[1]), van Bambeke[2]), Kupffer[3]) und Gensch[4]) diese Meinung für Knochenfische ausgesprochen, Balfour (Elasmobranch fishes, an mehreren Orten, z. B. p. 51. 57 und 89) für die Selachier, Kupffer[5]) für die Reptilien. Und bei den Amphibien gibt Götte[6]) ja an, wie wir gesehen haben, dass das Blut aus Dotterzellen entstehe, denselben Elementen, welche sich nach ihm auch gelegentlich an der Bildung des Hypoblasten betheiligen können. Man wolle hiezu auch die neueren Arbeiten von Scott und Osborn über die Entwickelung von Triton (Quart. Journ. m. Sc. 1879), sowie von Scott (Morphol. Jahrb. VII. u. Quart. Journ. m. Sc. 1881) und Nuel (Arch. de Biologie. T. II 1881) über Petromyzon vergleichen.

His legt nun entschieden Verwahrung gegen eine derartige Meinung ein (cf. Parablast p. 73). Bezüglich der Vögel[7]) und Knochenfische leitet er den weiteren Zuwachs des Hypoblasten, wie oben bereits angegeben wurde, von demjenigen Protoplasma ab, welches meinen Keimfortsätzen entspricht; für die übrigen Vertebratenklassen geht er auf die Bildung des Darmepithels nicht weiter ein. Für mich besteht gar keine Schwierigkeit zuzulassen, dass dasselbe protoplasmatische Material, welches die Parablastzellen erzeugt, auch dem Hypoblasten einen Zuwachs liefern könne, mit andern Worten: dass z. B. beim Hühnchen Zellen, welche aus den

1) Lereboullet: Recherches d'Embryologie comparée sur le développement du brochet, de la perche et de l'écrevisse. Mém. de l'Acad. des Sc. Paris 1862.

2) van Bambeke, Ch.: Recherches sur l'embryologie des Poissons osseux. Mém. couronnés et Mém. de savants étrangers de l'Acad. royale de Belgique. Vol. XL. 1875.

3) Kupffer: Zoologischer Anzeiger 1879. Nr. 39. 42. 43.

4) Gensch: Die Blutbildung auf dem Dottersack bei Knochenfischen. Dieses Arch. XIX. p. 144.

5) Kupffer: Die Gastrulation an den meroblastischen Eiern der Wirbelthiere. Arch. für Anat. und Entwickelungsgesch. 1882. p. 1 (16).

6) Götte, A.: Entwickelungsgeschichte der Unke (l. c.), s. besonders p. 260 und 265.

7) His: Zeitschr. f. Anat. u. Entwickelungsgesch. l. c. 1876. p. 274 (285).

Keimfortsätzen sich bilden, später dem Verbande des Hypoblasten zufallen und zu Darmepithelien werden, oder, dass einzelne Dotterzellen von Amphibienembryonen, statt zu zerfallen oder bei der Blutbildung Verwendung zu finden, zu Hypoblastzellen sich umgestalteten. Wohlverstanden gehe ich nicht so weit zu behaupten, dass eine Zelle, die schon den definitiven Character, entweder als Darmepithelzelle oder als Parablastzelle, gewonnen hat, später sich noch, die erstere in eine Parablastzelle, die letztere in eine Darmepithelzelle, metamorphosiren könnte; dafür fehlt bis jetzt jeglicher bestimmte Anhalt. Nur so lange die Zelle noch den indifferenten Typus einer Dotterbildungszelle, bezw. einer secundären Furchungszelle, bewahrt, besitzt sie die Fähigkeit einer Umwandlung nach beiden Seiten. Selbstverständlich ist auch die Möglichkeit nicht abzuweisen, dass diese anscheinend indifferenten Zellen doch schon für die eine oder die andere Anlage praedestinirt sind; aber wir sind bis jetzt nicht im Stande, diese Bestimmung den jung gebildeten Zellen anzusehen. — Indem His selbst aus seinem interglobulären Protoplasma im Keimwalle Hypoblastzellen ableitet, unterstützt er, wie ich noch bemerken möchte, die Meinung der Uebrigen, insofern diese ja den Parablasten auf dieselbe Quelle zurückführen.

Bisher habe ich mich fast ausschliesslich an die Arbeiten von His gehalten; es erübrigt noch, die Angaben der anderen Autoren, welche meiner Auffassung entweder günstig sind, oder ihr entgegenstehen, anzuführen, so weit dies nicht bereits geschehen ist.

Balfour[1]) stimmt in der Gesammtauffassung der Eistructur und der Erklärung der Furchungsformen auf Grund dieser Structur in allen wesentlichen Dingen mit mir überein. Von ihm rührt auch der erste Nachweis eines vom Keim ausgehenden protoplasmatischen Netzwerkes im Dotter meroblastischer Eier her (bei Selachiern und Reptilien). Ferner spricht Balfour eingehend von einer Zellenbildung aus dem Protoplasma dieses Netzwerkes; die zu den Zellen gehörigen Kerne lässt er noch „frei", auf dem Wege einer generatio spontanea, entstehen, beobachtete jedoch auch Theilungserscheinungen an ihnen[2]). Ueber die Verwendung dieser Zellen ist bei Balfour nur

1) Balfour: Elasmobranch fishes p. 1, 39, 53, wo auch auf ähnliche Beobachtungen eines Netzwerkes von Fol (Geryoniden), Metschnikow (Coelenteraten) und Eimer (Reptilien) hingewiesen wird, pag. 55 und 89. — Vergleichende Embryologie, übers. von Vetter p. 57 und p. 88 ff.

2) Siehe hierüber besonders: Vergl. Embryologie I, p. 103 seqq.

wenig angegeben; dass er einen Theil von ihnen zu Hypoblastzellen werden lässt, wurde vorhin schon bemerkt. In der Monographie über die Selachier wird, l. l. c. c., angedeutet, dass sie auch zur Blutbildung in Beziehung stehen sollen; Genaueres fehlt jedoch sowohl hier wie in der vergleichenden Embryologie, in der überhaupt von der Blutbildung kaum die Rede ist. Das Bindegewebe lässt Balfour theils von den Urwirbeln, theils von den Seitenplatten des Archiblasten ausgehen (s. Vergl. Embryologie II. p. 44—46.)

Von Torpedo-Eiern erwähnt auch Alexander Schultz[1]) in sehr bestimmter Weise das protoplasmatische Netzwerk im Dotter.

van Bambeke[2]) hat eine ähnliche Angabe für das Ei von Tinca und anderer Cyprinoiden. Dagegen soll bei Lota eine scharfe Trennung zwischen Dotter und Keim bestehen. — An den Eiern aller Knochenfische ist aber seit Lereboullets (l. c.) und Kupffers[3]) Untersuchungen eine protoplasmatische Rindenschicht genau bekannt, welche mit dem Keime zusammenhängt, und namentlich in eine besondere, zwischen Nahrungsdotter und Keim befindliche Schicht: „couche intermédiaire" van Bambeke[4]) übergeht. Letzterer l. c. sowie E. Klein[5]), haben diese Schicht am genauesten studirt; sie geben an, dass sie sich später furcht, als der eigentliche Keim, und zwar in der Art, wie ich den Process der „secundären Furchung" hier beschrieben habe. Das heisst, es treten scheinbar freie Kerne in ihr auf, um welche sich das Protoplasma später zu Zellenindividuen gruppirt. Diese Schicht ist reicher an Dotterelementen, als der Keim im engern Sinne. (Man kann das offenbar auch so beschreiben, dass man sagt, es sei keine scharfe räumliche Grenze zwischen Keim und Dotter vorhanden; ersterer gehe durch die Couche intermédiaire in letzteren über, und zwar mittelst allmählich abnehmender Protoplasmafortsätze — m). van Bambeke lässt vorzugsweise Hypoblastzellen aus seiner couche intermédiaire hervorgehen; bezüglich der Entwickelung von Blut-Bindesubstanz äussert er sich, ebenso wie Klein, der übrigens in einigen Nebendingen von van Bambeke abweicht, noch unbestimmt. Sicher bringt erst Romiti[6]), welcher im Strassburger anatomischen Institute eine sehr eingehende Untersuchung über die Entwickelung von Lachs- und

1) A. Schultz: Zur Entwickelungsgeschichte des Selachier-Eies. Dieses Archiv XI. p. 569 (577).

2) Ch. van Bambeke: Poissons osseux, l. c.

3) C. Kupffer: Beobachtungen über die Entwickelung der Knochenfische. Dieses Archiv IV. p. 209 (216 seqq.)

4) Ch. van Bambeke: Premiers effets de la fécondation sur les oeufs des poissons etc. Compt. rend. de l'Acad. des Sc. Belge. T. 74. Nr. 16. p. 1056. 1872.

5) E. Klein: Observations on the early development of the Common trout. (Salmo fario.) Quart. Journ. of micr. Sc. Vol. XVI. p. 113.

6) G. Romiti: Studi di embriologia III, sullo sviluppo del sangue. Rivista clinica di Bologna. Nvbr. 1874. p. 377.

Forellen-Eiern angestellt hat, wieder die subgerminal entstehenden Zellen mit der Blutbildung in Verbindung, nachdem bekanntlich schon C. Vogt[1]) und Aubert[2]) die letztere an der Oberfläche des Dotters constatirt hatten.

Dass die fraglichen Bildungen — die von mir sogenannten secundären Furchungszellen — in der That Zellen seien, ist nicht von Allen anerkannt, ebensowenig, dass sie an dem Orte, wo sie zuerst gesehen werden, entständen So hält Oellacher[3]) eine Einwanderung derselben vom Keim her für möglich, und ist neuerdings diese Auffassung von W. Wolff[4]) wieder angenommen worden. Ausser van Bambeke, Klein und Romiti sprechen sich besonders noch Owsjannikow[5]) und Kupffer[6]) für ihre Zellennatur aus, während His (Parablast, 71) Bedenken dagegen äusserst. Kupffer in seiner werthvollen Abhandlung über den Ostseehäring geht am genauesten auf diese Seite der Sache ein. Es scheint mir, seinen Befunden zu Folge, gar kein Zweifel an der Deutung der in Rede stehenden Gebilde als Zellen mehr möglich zu sein. Ueberhaupt ist die Abhandlung Kupffers noch in mehrfacher Beziehung, sowohl für die Lehre vom Parablasten im Allgemeinen, als auch für die von mir angenommene Theorie wichtig. Kupffer stellt die merkwürdige Thatsache fest, dass im unbefruchteten Keime des Häringseies noch keine räumliche Sonderung von Keim und Nahrungsdotter besteht. Zwischen den Dotterkugeln befände sich das Eiprotoplasma in Form eines spärlich entwickelten Gitterwerkes zerstreut. Erst mit dem Zutritte der Spermatozoen trete eine Sonderung ein, indem das Protoplasma sich an die Oberfläche des Eies begebe, dort an einer Stelle sich als „Keim" besonders stark anhäufe, aber auch von den Rändern dieses Keimes aus als dünne Rindenschicht an der gesammten Eioberfläche sich hinziehe. Kupffer meint, dass in Folge der Befruchtung das Eiprotoplasma, auf Kosten des Nahrungsdotters durch eine Art Assimilation des letzteren, sich rasch vermehre. Wie dem auch sein möge, es begreift sich nach dieser Darstellung, dass beim Häringe weder der Keim noch das Rindenprotoplasma vom Nahrungsdotter

---

1) C. Vogt: Embryologie des Salmones. Neufchâtel 1842.

2) H. Aubert: Beiträge zur Entwickelungsgeschichte der Fische. Zeitschr. für wissenschaftl. Zool. VII. 1856. s. a. Ibid. V. 1854.

3) J. Oellacher: Beiträge zur Entwickelungsgeschichte der Knochenfische nach Beobachtungen am Bachforelleneie. Zeitschr. für wissenschaftl. Zool. XXII, Heft 4 und XXIII. Heft 1.

4) W. Wolff: Ueber die Keimblätter des Huhns. Dies. Arch. Bd. XXI. pag. 45.

5) Ph. Owsjannikow: Ueber die ersten Vorgänge der Entwickelung in den Eiern von Coregonus lavaretus. Bull. de l'Acad. de St. Petersbourg. XIX. 1874.

6) C. Kupffer: Die Entwicklung des Härings im Ei. Jahresbericht der Commission zur wissenschaftl. Untersuchung der deutschen Meere in Kiel für die Jahre 1874, 1875, 1876. Berlin 1878. p. 175—226.

scharf gesondert sein können und dass Fortsätze der Keimmasse und des Rindenprotoplasmas zwischen die Dotterelemente eindringen müssen. Der ganze Vorgang erinnert an die Verhältnisse bei manchen Arthropoden, auf welche vorhin verwiesen wurde. — Nach Kupffers Darstellung furcht sich nun zunächst der obere Theil des Keims, während eine basale Schicht desselben nebst dem Rindenprotoplasma nicht von der Furchung betroffen wird. Die basale Schicht, subgerminale Platte Kupffer, verdickt sich in ihren Randtheilen und geht dort continuirlich in die Rindenschicht über. Hier stimmt Kupffer durchaus mit van Bambeke und Klein überein. Nach abgelaufener Furchung sollen nun in diesem der Furchung nicht unterliegenden Theile des Ei-Protoplasmas freie Kerne entstehen; diese umgeben sich mit Protoplasmahöfen, und die so gebildeten Zellen treten zum Hypoblasten zusammen. — Nach der in Kupffers Laboratorium entstandenen Arbeit von Gensch (l. c.) ist es auch wohl für den Häring wahrscheinlich, dass die Blutzellen aus diesem Material hervorgehen, wenngleich Kupffer selbst für den Häring diesen Nachweis nicht führen konnte, da hier die Blutzellen auffallender Weise sich sehr spät, erst nach dem Ausschlüpfen der Fischchen, bilden, in einem Stadium, welches nicht weiter verfolgt wurde.

Kupffer scheidet streng zwischen den durch den Furchungsprocess hergestellten Zellen und den mit freier Kernbildung entstandenen und adoptirt die Trennung von His in archiblastische und parablastische Gewebe. Freilich besteht zwischen His und ihm die grosse Differenz, dass Kupffer den Hypoblasten seinen parablastischen Geweben zuzählen muss. Es scheint mir demgemäss der Passus in Kupffers Arbeit, welcher im Sinne einer Scheidung von Archiblast und Parablast für His eintritt, nicht ganz an seinem Platze, da nicht nur diese schwerwiegende Differenz bestehen bleibt, sondern Kupffer auch noch die Annahme von His, dass der Nebendotter zelliges Material enthalte, bezw. formell bilde, zurückweist. Die scharfe Trennung, welche Kupffer, l. c. p. 206—208, zwischen dem sich furchenden Keime und seiner subgerminalen Platte und Rindenschicht einführt, ist nicht wohl gerechtfertigt, denn nach Kupffers eigenen Aeusserungen stellt anfangs das Rindenprotoplasma und die subgerminale Platte mit dem Keime ein Continuum dar; die Sonderung erfolgt erst später durch den Furchungsverlauf (p. 206 und 207). Dass aber die Furchung hier eine Sonderung bedingen muss, folgt aus der Anordnung und der Beschaffenheit der betreffenden Theile. Zunächst enthält die subgerminale Platte, wie aus Kupffers Darstellung sich entnehmen lässt, mehr Nahrungsdotterelemente, als der eigentliche Keim, kann also an der Furchung sich nicht so prompt betheiligen, wie das reinere Protoplasma des Keimes; ferner aber ist das Rindenprotoplasma vom Furchungscentrum zu weit entfernt, und muss auch schon wegen seiner Anordnung in einer dünnen Schicht ganz andere äussere Erscheinungen bei der Zerfällung in Zellen darbieten. Endlich wird Kupffer gewiss zugestehen, dass die Annahme einer freien Kernbildung nach unsern neueren Erfahrungen nur mit äusserster Vorsicht zulässig sei. Kupffer hat, das erkenne ich bereitwillig

an, diese Vorsicht nicht ausser Acht gelassen, aber auch den strengen Beweis für eine generatio spontanea der Kerne nicht geführt. Es ist also sicher nicht unstatthaft, wenn ich die so wichtigen Beobachtungen Kupffers in dem von mir hier acceptirten Sinne zu erklären suche und darin eine Unterstützung meiner Auffassung vom Archiblast und Parablast zu finden vermeine.

Wenn ich im Vorhergehenden die Meinung aufgestellt habe, dass die Kerne der Parablastzellen nicht durch generatio spontanea entstünden, sondern vom Furchungskern abstammten, so gibt C. K. Hoffmann[1]) dafür einen willkommenen Beleg. An den durchsichtigen Eiern von Scorpaena u..A. constatirte er die Bildung eines Furchungskerns durch Conjugation des Eikerns und Spermakerns im Sinne O. Hertwigs. Die erste Theilung des Furchungskerns liefert zwei Tochterkerne, von denen einer im Keime verbleibt, der andere in den Nahrungsdotter hinabsinkt; letzterer liefert durch fortgesetzte Theilung zahlreiche Kerne, die man wohl ungezwungen als Kerne der Parablastzellen ansehen darf. Freilich nimmt Hoffmann eine Betheiligung von Parablastzellen am Aufbau des Embryo nicht an. — Bezüglich der Bedenken gegen eine freie Kernbildung bei der Furchung wolle man auch W. Flemmings Aeusserungen (dies. Arch. XVIII. p. 360 ff.) vergleichen.

Die Amphibien anlangend, so ist wohl Götte[2]) der Erste, der die Blutzellen von den Dotterzellen, also von ausserhalb der eigentlichen Embryonalanlage gelegenen Elementen, ableitet. Dieselbe Ableitung gibt er später[3]) für das Hühnchen und die Knochenfische, und hält sie in seinen weiteren Publicationen über die Batrachier-Entwickelung[4]) aufrecht. Wenn sonach zwischen Götte und His eine gewisse Uebereinstimmung besteht, so ist doch hervorzuheben, dass Götte die Bindesubstanz nicht mit dem Blute zusammen, sondern von der archiblastischen Keimanlage entstehen lässt und ausserdem gegen die hier ebenfalls zurückgewiesene Auffassung von His, als sei der Nebendotter leucocytären Ursprunges und liefere die Parablastzellen, polemisirt (Entwickelung der Unke, p. 554). Wenn Götte (dieses Arch. X) von „Dotterzellen“ auch beim Huhn und bei den Teleostiern spricht, so meint

---

1) C. K. Hoffmann: Vorläufige Mittheilung zur Ontogenie der Knochenfische. Zool. Anzeiger 1880, Nr. 71 und 72. S. a.: Contributions à l'histoire du développement des Plagiostomes. Archives Néerlandaises T. XVI. 1881, und: „Zur Ontogenie der Knochenfische“, Abhandlungen der kgl. Akad. der Wissensch. zu Amsterdam 1881.

2) Götte: Untersuchungen über die Entwickelung des Bombinator igneus. Dieses Archiv V, 1869, p. 90 (113).

3) Götte: Beiträge zur Entwickelungsgeschichte der Wirbelthiere II. Die Bildung der Keimblätter und des Blutes bei Hühnerembryonen. Dieses Archiv X, 1874. p. 145.

4) Götte: Entwickelung der Unke. Leipzig 1875 (l. c.) und: Kurze Mittheilungen aus der Entwickelungsgeschichte der Unke. Dieses Archiv IX, 1873, p. 396 (411).

er damit ganz etwas anderes als His. Für Götte ist jedes Ei, sei es auch noch so gross, ein einheitliches Ganze; ein Unterschied zwischen Bildungs- und Nahrungsdotter existirt nicht, somit auch kein reeller Unterschied zwischen holoblastischen und meroblastischen Eiern. Das Hühner- und Knochenfischei müssen genau so aufgefasst werden, wie das der Batrachier und beide könnten ebenso gut einer totalen Furchung unterliegen, wie das Batrachierei, wenn dieselben günstigen Bedingungen dafür vorhanden wären. Warum das Hühnerei z. B. sich nicht total furcht, erörtert Götte: Entwickl. der Unke p. 108 und: dieses Arch. X. p. 154. Die Argumentation kommt im wesentlichen darauf hinaus, dass die Kräfte, welche die Furchung bewirken, an der grossen Masse des Eies „erlahmen". — Man vermisst bei Götte den Nachweis, weshalb denn die Knochenfischeier, die z. Thl. doch kleiner als die Eier der Batrachier sind, keine totale Furchung zeigen und liegt darin, abgesehen von vielem anderen, ein wunder Punkt der eigenthümlichen Furchungs-Theorie Göttes. — Es ist hier nicht der Ort, genauer auf diese einzugehen; nur ist hervorzuheben, dass Götte als „Dotterzellen" bei Hühnern und Fischen diejenigen Zellen bezeichnet, welche bei dem nach abwärts in die Eimasse fortschreitenden und dort verlangsamten Furchungsprocesse zuletzt gebildet werden, während die früher entstandenen sich schon zu den Keimblättern zusammengelagert haben. Beim Hühnchen sind diese Dotterzellen alle gross und körnerreich; sie entsprechen den von vielen Autoren, z. B. Peremeschko, beschriebenen grossen körnigen Elementen. Die rascher und zu Anfang gefurchten Zellen, welche sich zu den beiden primären Keimschichten ordnen, nennt Götte in ihrer Gesammtheit: „Keim." Wenn er überhaupt einen Gegensatz zwischen „Keim" und „Dotterzellen" macht, welches befremden könnte, da nach Götte ja beide einem völlig gleichen Materiale entstammen und durch denselben Process gebildet werden, so begründet er das mit Rücksicht auf die verschiedene Lage, Anordnung, zeitliche Differenz der Bildung und die verschiedene spätere Bedeutung der beiderlei Zellengattungen.

Wie man sieht, stimmt Götte in manchen Beziehungen wieder mit dem von mir hier vertretenen Standpuncte überein: so unter anderem darin, dass zwischen holoblastischen und meroblastischen Eiern keine Grenze sei, darin, dass der Furchungsprocess sich nicht auf das, was Stricker „Keim" genannt hat, beschränke, sondern in den Nahrungsdotter der Autoren eingreife; freilich geschieht das in anderer Weise, als ich es interpretire. Wenn man aber wieder liest, wie Götte, dieses Arch. X, pag. 196, die Bildung seiner Dotterzellen bei den Knochenfischen schildert, so ist eine fast vollständige Uebereinstimmung nicht zu verkennen. Hinzufügen will ich noch, dass Götte (ebendaselbst p. 151) die scheinbar freien subgerminalen Kerne beim Hühnchen von dem Kernmaterial der Furchungszellen abzuleiten geneigt ist, und für die Knochenfische auf jene beim Hühnchen gefundenen Kerne verweist. In diesem Puncte würde also auch, ungeachtet mancher Differenzen, welche bei Götte bezüglich der Furchungskernbildung bestehen, eine Ueber-

einstimmung vorhanden sein. Vielleicht legt Götte übrigens jetzt selbst nicht mehr so viel Gewicht auf das, was er in seinem grossen Werke über den Furchungsprocess und die dabei statthabende Kernbildung geäussert hat.

Die Untersuchungen Disse's, l. c., und die Angabe Balfours von subgerminalen Kernen im Hühnereie sind schon erwähnt worden; desgleichen Kupffers diesbezügliche Mittheilungen für das Ei der Reptilien. Hier sind nur noch, was die Sauropsiden anlangt, Gassers[1]) Bemerkungen nachzutragen. Letzterer beschreibt ebenfalls, wie His, die interglobulären vom Keime ausgehenden Protoplasmafortsätze im Keimwalle von Hühner- und Gänseembryonen; das Protoplasma soll sich auf Kosten der Dotterkugeln ernähren und damit an Masse zunehmen. In demselben treten Kerne auf — woher? wird nicht angegeben — namentlich an den Knotenpuncten der netzförmig verbundenen Protoplasmafortsätze. Um diese Kerne gliedert sich das Protoplasma zur Bildung von „Keimwallzellen" ab. Letztere werden hauptsächlich zur Bildung von Blutkörpern und Gefässwandungszellen verwendet, rücken indessen auch in den Mesoblasten ein, wo ihr Schicksal unbestimmt bleibt. Gasser schildert, wie unter Umständen, unter Verbrauch der Dotterkugelsubstanz, sich das Keimwallprotoplasma an Stelle einer oder der anderen Dotterkugel setzen könne. Bei der Zellenbildung entständen dann, am Platze solcher Dotterkugeln, Nester von Zellen. Gasser's Auffassung dient also auch dem hier vertretenen Standpuncte zur Stütze.

Kölliker[2]) hebt wiederholt hervor (z. B. p. 46), dass beim Hühnerei der Keim (Bildungsdotter, Reichert) nicht scharf vom Nahrungsdotter abgegrenzt sei; auch während des Ablaufes der (primären) Furchung bleibt dieses Verhältniss zwischen Keim und Nahrungsdotter (hier zunächst weissem Dotter) ungeändert (p. 71 und 77). Die Masse des Keimes nimmt während der Furchung zu, ergänzt sich, wie Kölliker meint, aus dem weissen Dotter. (Ich erinnere hier an die Angaben von Kupffer und Gasser.) Nach Kölliker (wie nach Götte) wäre überhaupt keine Grenze zwischen Bildungsdotter (Keim) und Nahrungsdotter anzugeben; erst mit der vollendeten Furchung wisse man, was zum Bildungsdotter gehöre. Hierin wieder differirt nun Kölliker von meiner Auffassung sowohl, wie von Götte. Ich lege, wie Balfour, den Schwerpunct auf das activ bei der Furchung sich betheiligende Protoplasma; dieses kann eine Menge Nahrungsdotterelemente mit in den Furchungsprocess hineinziehen, wie es andererseits sehr wohl denkbar ist, dass in dem sich nicht furchenden Theile des Eies noch eine ansehnliche Masse Protoplasma stecken bleibt, welches sich niemals formell am Aufbaue des Embryo betheiligt. Die Argumentation Köllikers ist,

---

1) Gasser: Der Primitivstreif bei Vogelembryonen (Huhn und Gans). Schriften der Gesellschaft zur Beförderung der gesammten Naturwissensch. in Marburg. XI. Supplement. Cassel 1879. 4. p. 55 und 87.

2) A. Kölliker: Entwickelungsgeschichte des Menschen und der höheren Thiere. Leipzig 1879.



wie man sieht, eine andere, und seine weitere Darstellung ist ebenfalls dem hier Vertretenen nicht günstig. Kölliker lässt nur diejenige Zellenbildung zu, welche das Resultat des von mir als „primäre Furchung" (Furchung sensu strict. Autt.) bezeichneten Processes ist. Ist diese Furchung (beim meroblastischen Ei) vorbei, so liefert der nicht gefurchte Eirest keine Zellen mehr, sondern dient nur noch als Nahrungsmaterial für die bisher gebildeten Zellen, die sich durch Theilung vermehren und alle Körpergewebe bilden. Einen Unterschied zwischen archiblastischen und parablastischen Geweben, selbst in dem gemilderten Sinne, wie ich ihn hier acceptire, erkennt Kölliker nicht an (p. 48, 50, 102, 178, 1009.) Das, was His „Keimwall" nennt und aus weissem Dotter und Keimfortsätzen zusammengesetzt betrachtet, bezeichnet Kölliker als „Keimwulst" und sieht es, ebenso wie H. Virchow[1]) als ausschliesslich aus grossen Hypoblastzellen bestehend an. Hier ist also eine Anknüpfung weder an His, noch Götte, noch an das hier Vertretene möglich. Ich bemerke nur, dass ich ausser Stande bin, mich der Kölliker'schen Deutung des Keimwalles anzuschliessen und verweise besonders auf die von Disse l. c. dagegen vorgebrachten Bedenken.

Die Kerne im Keimwall des Hühnchens sind auch von Rauber[2]) beschrieben worden, werden aber von Kölliker in Abrede gestellt (l. c. 1010). In seiner neuesten Arbeit: Die Entwickelung der Keimblätter des Kaninchens; Festschrift zur Jubelfeier der Universität Würzburg, 1882, leitet Letzterer (pag. 45) die gesammte Blut-Bindesubstanz, in Uebereinstimmung mit dem eben Referirten, vom Mesoblasten ab, letzteren so aufgefasst, dass er entweder vom Ectoblasten oder Entoblasten, oder von beiden zugleich, entstehe. Von Zellen, die meinen secundären Furchungszellen zu vergleichen wären, ist auch hier keine Rede. Ich komme weiter unten, bei der speciellen Besprechung des Mesoblasten, auf diese eben citirte Abhandlung noch zurück.

Was bezüglich der Literatur der Evertebraten hierher gehört, ist bereits passenden Orts notirt worden; desgleichen ist die bedeutsame Arbeit der Brüder Hertwig schon in Rede gewesen.

VI.

Versuchen wir nunmehr zum Schlusse eine Gruppirung und kurze Characterisirung der Gewebe nach ihrer Entwickelung. Dieselbe wird im Ganzen ebenso ausfallen müssen, wie die von

1) H. Virchow: Beobachtungen am Hühnereie über das dritte Keimblatt im Bereiche des Dottersackes. Dissertatio inaug. Virchow's Archiv. 62. Bd. 1874.

2) Rauber: Primitivrinne und Urmund. Beitrag zur Entwickelungsgeschichte des Hühnchens. Morphol. Jahrbuch II. p. 550.

His, wenn ich auch in einzelnen Puncten von ihm abzuweichen gezwungen bin. Ich theile ebenfalls in folgender Weise ein:

A) Archiblastische Gewebe:
1. Epithelgewebe,
2. Muskelgewebe,
3. Nervengewebe,

B) Parablastische Gewebe:
1. Leucocyten,
2. cytogene oder adenoide Bindesubstanz,
3. Endothelien,
4. farbige Blutkörperchen (Blut), (ferner: Lymphe, Synovia, Eiter),
5. pigmentirtes Bindegewebe,
6. Fettgewebe,
7. Schleimgewebe,
8. fasriges Bindegewebe,
9. Knorpel,
10. Knochen,
11. Zahnbein.

Die Epithelgewebe scheiden sich in Deckepithelien und Enchymepithelien, unter welchen letzteren ich die secernirenden Drüsenzellen verstehe, so weit sie embryologisch nachweisbar aus derselben Anlage mit den Deckepithelien hervorgehen. Die von solchen Drüsen gelieferten Secrete sind als „epitheliale Secrete“ zu bezeichnen und gliedern sich, je nach dem grösseren oder geringeren Gehalte an Flüssigkeiten, ungezwungen in eine Reihe, die etwa mit der Thränenflüssigkeit und dem Harn beginnt, dann durch Speichel, Magen- und Darmsaft, Galle, Schleim, Milch, Samen zum Ei führt, mit welchem gleichsam die secretorische Zelle selbst als Drüsenproduct erscheint. In den Cuticularbildungen sehe ich epitheliale Stützsubstanzen.

Alle 3 Keimblätter vermögen Epithelien zu liefern und ist die Anschauung unrichtig, als ob dazu nur die beiden Grenzblätter befähigt seien. Man muss vielmehr sagen: alle Zellen archiblastischen Ursprunges können unter gewissen Umständen Epithelien bilden, und halte ich für das wesentlichste Bildungsmoment die Lagerung der Zellen an einer freien, äusseren Oberfläche. Dass letzteres für die secernirenden Drüsen, ebenso wie z. B. für den Darm- und Respirationstractus, der Fall ist, erscheint ohne

weiteres klar; auch hat es kein Bedenken, wenn wir die Entwickelungsgeschichte entscheiden lassen, die Thyreoidea und die Hypophysis hier heranzuziehen. Ueber die Nebennierenzellen, die His hierher stellt, erlaube ich mir kein Urtheil, da deren Entwickelung noch nicht hinreichend sicher gestellt ist. Bekanntlich hat sie v. Brunn[1]) von den adventitiellen Zellen der grossen Unterleibsgefässe abgeleitet, während man sie neuerdings (Balfour Elasmobranch fishes) wieder mit Nervenelementen in genetische Verbindung bringt. Bis zum embryologischen Austrage der Sache ist hier kein sicheres Urtheil zu fällen.

Schwieriger dürfte die Anerkennung der Fachgenossen dafür zu gewinnen sein, dass ich, ebenso wie Kölliker[2]), auch die zellige Auskleidung des Coeloms, also der gesammten Leibeshöhle, (Pleura-Pericardial-Peritoneal-Scrotalhöhle) zu den ächten Epithelien rechne. Hierin differire ich mit His in einem wesentlichen Puncte. Zweien Einwendungen ist hier zu begegnen. Einmal dem Umstande, dass scheinbar die Coelomhöhle keine äussere Oberfläche darstellt, dann der Darstellung von His, der ich früher selbst[3]) im Wesentlichen beipflichtete, als ob die zellige Bekleidung von Leucocyten abstamme, die durch die ursprünglichen archiblastischen Wandbekleidungselemente hindurch zur freien Coelomfläche hindurch gewandert wären, um, dort sich ausbreitend, deren späteren nunmehr ächt parablastischen Zellenbelag (Coelom-Endothel) zu bilden.

Was den Einwand betrifft, dass das Coelom keine äussere Oberfläche darstelle, so erlauben die neueren Untersuchungen von Alexander Agassiz[4]), Metschnikow[5]), Kowalevsky[6]),

1) A. v. Brunn: Ein Beitrag zur Kenntniss des feineren Baues und der Entwickelungsgeschichte der Nebennieren. Dieses Archiv VIII. 1872. pag. 618.

2) Kölliker: Entwickelung der Keimblätter des Kaninchens l. c. pag. 45/46.

3) Waldeyer: Eierstock und Ei p. 122.

4) A. Agassiz: Embryology of the starfish. Contributions to the natural history of the united States. V. 1864.

5) E. Metschnikow: Studien über die Entwickelung der Echinodermen und Nemertinen. Mém. de l'Acad. impér. de St. Pétersbourg 1869. VII Sér. T. XIV. Nr. 8.

6) A. Kowalevsky: Entwickelungsgeschichte der Sagitta. Ibid. T. XVI. Nr, 12. 1871 und: „Amphioxus" l. c. dies. Arch. XIII. 1877. p. 181.

O. und R. Hertwig[1]), Hatschek[2]) u. A. für mehrere Thierkreise demselben zu begegnen. So weit mir bekannt, hat zuerst Alexander Agassiz für die Echinodermen gezeigt, dass deren Leibeshöhle in Form eines paarigen Divertikels vom Urdarme sich abschnürt. Huxley hat später, seit für die Evertebratenreihe bei mehreren Abtheilungen ähnliches nachgewiesen war — jetzt kennt man es bei den Echinodermen, Brachiopoden, Enteropneusten und den Chaetognathen — eine Leibeshöhle dieses Ursprungs als ein Enterocoelom bezeichnet[3]), und die Brüder Hertwig haben diejenigen Thiere, deren Leibeshöhle als ein Enterocoelom auftritt, Enterocoelier benannt. Von den Evertebraten fehlen bis jetzt noch ein Theil der Würmer (Platoden, Bryozoen und Rotatoria), die Mollusken und Cephalopoden; für die übrigen Würmer und die Arthropoden liegen jedoch Anhaltspuncte vor, dass bei ihnen die Sache sich ähnlich verhalte, und die Coelenteraten sind nicht im Besitze einer Leibeshöhle. (?) Bei Mollusken, Cephalopoden, Bryozoen, Rotatorien und Platoden bilden sich zwar auch Spalträume, die als Leibeshöhle angesehen werden, aber ihre Genese, so wie ihr anatomisches Verhalten ist ein völlig anderes; Huxley bezeichnet solche Räume als ein Schizocoelom. — Für weiteres verweise ich in dieser Beziehung auf die wiederholt genannte „Coelomtheorie“ der Brüder Hertwig.

Gehen wir zu den Vertebraten über, so haben uns die schönen Untersuchungen Kowalevsky's (s. dieses Archiv XIII l. c.), dem wir grade auf diesem Gebiete die wichtigsten Thatsachen verdanken, für den Amphioxus klar gezeigt, dass letzterer zu den Enterocoeliern gehört. O. Hertwig[4]) hat es im verflossenen Jahre in ausgezeichneter und gründlicher Darstellung höchst wahrscheinlich gemacht, dass auch die Amphibien hierher gerechnet werden müssen. Für den Amphioxus liegt schon durch Hatschek l. c. eine bestätigende Control-Untersuchung vor, und darf man daher

1) Coelomtheorie, l. c. Jenaische Zeitschrift.

2) Amphioxusentwickelung, l. c. Arbeiten aus dem zoologischen Institute in Wien.

3) Thomas H. Huxley: On the classification of the animal kingdom. Quart. Journ. of microsc. Sc. Vol. XV. New Ser. 1875. p. 52.

4) O. Hertwig: Die Entwickelung des mittleren Keimblattes der Wirbelthiere. Jenaische Zeitschr. für Naturw. XV. p. 286. 1882.

das Enterocoelom bei diesem Ahnherrn der Wirbelthiere als gesichert ansehen.

Selbst wenn aber die Hertwig'sche Darstellung der Coelomentwickelung bei den Amphibien sich nicht in vollem Umfange bestätigen sollte, ist eine Ableitung der Leibeshöhle der höheren Vertebraten von der Urdarmhöhle, dem „Archenteron" Balfours, sehr wohl zulässig. Balfour zeigt in seiner vergleichenden Entwickelungsgeschichte für die Selachier den Weg, auf dem dieses geschehen kann, und ich mag seinem Gedankengange gern zustimmen.

Wir wissen aber, dass bezüglich der Entstehung des Mesoblasten noch die grössten Meinungsverschiedenheiten zwischen den Forschern bestehen — man vgl. die neueren Arbeiten der Brüder Hertwig mit den Ergebnissen Köllikers, Kupffers, Kollers und His'. Was indessen Kölliker l. c., Kupffer l. c. (Reptilienentwickelung) und Koller[1]) darlegen, würde — freilich in ganz anderer Weise — der Coelombekleidung ebenfalls einen ächten Epithelialcharakter vindiciren, denn der Mesoblast wäre dann vollkommen ein Product des Epiblasten, einer Drüsenwucherung in compacter Form vergleichbar, in welcher der Hohlraum, das Coelom, erst später erschiene, ähnlich, wie es ja auch bei vielen Drüsen der Fall ist.

Noch von einem anderen Gesichtspuncte aus wird aber die Zurechnung des Coeloms zu den „Aussenräumen" des Körpers zulässig erscheinen: ich meine durch die Communication, welche dasselbe bei den höheren Vertebraten stets mit der Aussenwelt eingeht, und zwar durch die bekannte Abdominalöffnung der weiblichen Tube, die in der Anlage ja auch bei dem männlichen Geschlechte vorhanden ist. Bei niederen Vertebraten finden wir solche Communicationen durch die Pori abdominales, wobei ich natürlich von dem Bauchporus des Amphioxus, als einer anderen Bildung, absehe. Die einfache Thatsache, der, wenn auch nachträglich, doch regelmässig eintretenden Communication mit der Aussenwelt spricht sehr dafür, dass wir es beim Coelom der Vertebraten mit einem Aussenraume, keinem Binnenraume im strengen Wortsinne, zu thun haben. Als solche Binnenräume sind die Höhlungen des Gefässapparates, die Gelenkhöhlen, die Sehnen-

1) K. Koller: Untersuchungen über die Blätterbildung im Hühnerkeim. Dieses Archiv XX, p. 174.

scheiden und Schleimbeutelräume, die Lymphräume um das Centralnervensystem und des Bulbus oculi, so wie des inneren Ohres zu bezeichnen. Diese zeigen bei ihrer Entwickelung niemals eine offene Communication mit einem Aussenraume des Körpers (Darmlumen, Respirationslumen, Urogenitallumen etc.) oder gar mit der Aussenwelt selbst; sie sind stets vollkommen abgeschlossen. Wenn Communicationen eintreten (Foramen Magendii und Aperturae laterales des IV. Hirnventrikels z. B.), so sind diese secundäre.

Ich sagte vorhin, dass ich Epithelien definiren möchte als „Zellenbeläge freier Oberflächen oder Aussenräume des Körpers, welche einen archiblastischen Ursprung haben". Jetzt, nachdem ich „Aussenraum" und „Binnenraum" des Körpers genauer definirt habe, wird der Begriff: „Epithel" klar und scharf präcisirt erscheinen. Dass auch die zellige Auskleidung des Hirn-Rückenmarks-Ventrikels unter den Begriff „Epithelzellen" falle, ist, ihrer Entwickelung nach, unbestreitbar.

His gesteht selbstverständlich zu — und ich komme damit zu dem zweiten der vorhin genannten Einwände — dass die Auskleidung des Coeloms bei dessen erstem Auftreten eine archiblastische sei und sonach gegen ihre Bezeichnung als Epithel beim Embryo nichts eingewendet werden könne. Aber später ändere sich das. Es sollen sich nämlich, wie vorhin bemerkt, Zellen parablastischen Ursprunges in Form von Leucocyten durch die epithelialen Zellen der primären Coelomwand hindurchdrängen, sich an der freien Oberfläche ansiedeln und, sich abplattend und aneinanderschliessend, einen neuen zelligen Ueberzug liefern, der nunmehr, nach der von His aufgestellten Definition, als ächtes Endothel bezeichnet werden müsste. Die in die zweite Reihe gedrängten früheren archiblastischen Elemente lässt His z. Thl. in Muskelzellen, z. Thl. in Harn- und Geschlechts-Epithelien übergehen. Diese Auffassung der Dinge ist bereits 1868 von His veröffentlicht und begründet worden[1]).

Mich bewog vor 12 Jahren der grosse Umschwung, den v. Recklinghausens bahnbrechende Untersuchungen über die Lymphgefässe in unsern Anschauungen über das Bindegewebe und die serösen Cavitäten hervorriefen, zu der mit His' Meinung stimmenden Annahme, dass im weitaus grössten Theile des Coeloms

1) Entwicklung des Hühnchens, l. c. 172. 174.

die ursprünglich epitheliale Oberfläche durch eine bindegewebige ersetzt werden müsse, und selbst die Erkenntniss, dass die Oberfläche des Eierstocks und das Zellenkleid der Tube nimmer anders als „epithelial" aufgefasst werden dürfe, brachten mich nicht dazu, die Vorstellung von der endothelialen (d. h. bindegewebszelligen) Auskleidung der übrigen Coelomfläche aufzugeben. Bekanntlich hat sich ja auch Pflüger, in seinem klassischen Werke über den Eierstock vor eine ähnliche Alternative gestellt, in demselben Sinne entschieden, wie später His und ich. Da ich nun mit dem Ausdrucke: „Peritoneum" den Begriff einer in allen ihren Theilen bindegewebigen Haut verband, aus vielen andern Gründen aber mich gezwungen sah, dem Zellenbelage des Eierstockes einen epithelialen Character zu vindiciren, so wurde ich zu dem Schlusse gedrängt, dass das Ovarium, ebenso wie die Binnenfläche des Ostium abdominale Tubae, keinen Peritoneal-Ueberzug habe.

Ich kann diese Ansicht heute nur noch zum Theil aufrecht erhalten, und erachte es bei der Wichtigkeit der Sache für meine Pflicht, mich selbst, so weit es nothwendig ist, zu berichtigen. Begreiflicher Weise habe ich der Frage, wie der Zellenbelag des Coeloms — in specie des Peritoneums — aufzufassen sei, von meiner ersten Beschäftigung mit der Sache an, stets die regste Aufmerksamkeit geschenkt. Schon manche pathologische Erscheinungen, wie die Entwickelung von Tumoren epithelialen Characters im Bereiche des Coeloms, ferner eine grosse Anzahl vergleichend anatomischer Facta, wie z. B. die Eibildung vieler Evertebraten, namentlich der höher entwickelten Würmer, an scheinbar beliebigen Stellen ihres Coeloms, endlich eine unausgesetzte Beschäftigung mit der Entwickelung dieser Theile, überzeugten mich, dass die zellige Bekleidung des Coeloms nie aufhöre eine archiblastische zu sein. Die Hypothese, welche ich früher aufgestellt hatte, dass die ursprünglichen archiblastischen Zellen, ausser am Ovarium und am Tubenostium, im Laufe der Entwickelung zu Grunde gingen, so dass dann die unterliegenden Bindegewebselemente in dieser Weise an die freie Fläche gelangten, konnte ich durch keine zwingenden Beobachtungen erweisen. Andererseits zeigten mir auch erneute Untersuchungen des Grenzgebietes zwischen Eierstock und den anstossenden Theilen des Peritoneums, dass nicht immer und überall die Grenzen zwischen Keimepithel und gewöhnlichem Peritonealepithel so scharf sind, wie ich es damals allgemein hin-

gestellt hatte. Dr. Hagen-Torn, den ich, um mich der Unterstützung eines unparteiischen Dritten zu erfreuen, im Laufe des verflossenen Jahres veranlasst hatte, seine an der Gelenk-Synovialis begonnenen Untersuchungen auch auf dieses Gebiet von mehr allgemeiner Bedeutung auszudehnen, gewann dieselben Resultate. Es kam hinzu, dass durch die Untersuchungen aus Ranviers Laboratorium, sowie von Herrmann und Tourneux[1]) die Annahme offener Stomata in den serösen Häuten hinfällig wurde, und ich mich durch eigene Untersuchungen von der Richtigkeit dieser Ergebnisse versichern konnte. Endlich vermochte ich mich ebensowenig, wie von dem Schwinden der archiblastischen Coelombekleidung, von einem Durchwandern von Leucocyten im Sinne von His zu überzeugen. Dass Leucocyten ins Coelom einwandern, gebe ich His gerne zu; doch muss ich bekennen, dass ich weder bei ihm, noch bei eigenen Untersuchungen, zwingende Beweise für eine Ansiedelung derselben an der freien Oberfläche und Umwanwandlung in Endothelzellen habe finden können.

Ich fasse daher die gesammte Coelombekleidung, wenigstens aller Wirbelthiere, heute als eine ächt epitheliale auf. Zwischen den Belegzellen des Peritoneums, resp. der Pleura etc., und denen des Keimepithels, des Tubenepithels u. s. w. herrscht nur derselbe Unterschied, wie zwischen den Zellen der Bronchien und denen der Lungenalveolen. Alle sind sie desselben Ursprunges, alle sind epithelial; nur haben die einen eine cylindrische Form angenommen, die andern haben Flimmerhaare getrieben, die andern sind stark abgeflacht.

Ich sprach vorhin von der Ansicht, dass der Eierstock keinen peritonealen Ueberzug besitze und sagte, dass diese jetzt nur noch zum Theil aufrecht erhalten werden könne, zum Theil aber bestehen bleiben müsse. Man wird fragen, welcher Theil dieser Ansicht noch sein Recht behalte? Das Peritoneum als seröse Haut besteht aus zwei Theilen, dem Epithel und der bindegewebigen Unterlage. Letztere erlangt an fast allen Unterleibsorganen eine grosse Selbständigkeit, so dass sie als eigene Membran leicht abpraeparirbar ist und auch bei vielen pathologischen Processen, z. B. subserösen Tumoren, Blutungen etc. in Kapselform abgehoben

1) Tourneux et Herrmann: Recherches sur quelques épithéliums plats dans la série animale. Journ. de l'anat. et de la physiologie par Ch. Robin. Mars 1876. p. 199 et Juillet 1876. p. 386.



wird. Nun finde ich auch noch heute, in Uebereinstimmung mit meinen früheren Untersuchungen, dass eine solche membranöse Unterlage des Epithels, die für sich abpraeparirbar oder durch Blutergüsse etc. abhebbar wäre, am Eierstocke nicht existirt: am Hilus ovarii geht einzig das Peritonealepithel, unter Umwandlung seiner abgeplatteten Form in die cylindrische des Keimepithels, ununterbrochen weiter über die Oberfläche des Eierstockes hinweg; die bindegewebige Serosa verliert sich in das Stroma ovarii, ohne für sich, etwa in der sogenannten Albuginea ovarii, noch darstellbar zu bleiben. In diesem Sinne muss auch noch heute der Satz, dass das Ovarium keinen Peritonealüberzug habe, aufrecht erhalten werden.

Kehren wir zu der Characterisirung der epithelialen Gebilde zurück, so ist noch hervorzuheben, dass dieselben bekanntlich eine Art Stützsubstanz zu liefern vermögen, als welche ich, wie vorhin bemerkt, die Cuticularbildungen ansehe. Ich fasse diesen Begriff nicht so enge, wie er dem Namen nach allerdings acceptirt werden sollte, als eine häutchenförmige Oberflächen-Bildung, sondern glaube, dass auch zwischen den epithelialen Zellen von diesen eine erhärtende Ausscheidung in Form eines Netzwerkes, oder in ähnlicher Gestalt, geliefert werden könne, welche als ein stützendes Gerüst fungirt und den an den freien Flächen vorkommenden Cuticularbildungen an die Seite zu setzen wäre. Mich bewegt zu dieser Annahme vorzugsweise das Vorkommen verästigter starrer glänzender Fäden zwischen den Secretionszellen vieler Drüsen. Ohne mich hier endgültig über deren Natur entscheiden zu wollen, spricht manches mir dafür, dass sie wenigstens theilweise in dem erwähnten Sinne zu deuten seien.

Das zweite der archiblastischen Gewebe ist das Muskelgewebe. Es ist seit langem schon bekannt (vgl. Kölliker, Gewebelehre I. Aufl. p. 67), dass die beiden Formen desselben, das glatte und quergestreifte Muskelgewebe, nicht scharf zu trennen sind; auch die neueren Erfahrungen von Schwalbe, Klein, Ranvier, Blanchard, Kölliker, u. A. sprechen mit Evidenz dafür, dass eine sichere Grenze zwischen den beiden Formen des contractilen Gewebes nicht besteht, und muss ich mich, gestützt auf eigene Untersuchungen, ebenfalls in diesem Sinne äussern. Soweit ich die Entwickelung der Muskelelemente verfolgt habe, ist die Quelle

sowohl der glatten wie der quergestreiften Muskulatur ausschliesslich in dem archiblastischen Antheile des Mesoblasten zu suchen, und zwar vorzugsweise in den Urwirbeln. Ich für meinen Theil bin überhaupt noch nicht ganz sicher davon überzeugt, dass auch die sogenannten Seitenplatten Muskelzellen liefern und halte vor der Hand noch an der von S. Schenk[1]) vertretenen Ansicht fest, dass die Elemente der Seitenplatten nur das Coelom- und Keimepithel bilden. Ich weiss sehr wohl, dass fast alle anderen Autoren diese Seitenplatten ebenfalls als Muskelquellen ansehen, und möchte auch eine Erfahrung, welche im verflossenen Semester Dr. Uskow mir mitgetheilt hat — siehe dieses Archiv XXII. Bd. — nicht übergehen, so dass ich meine Zweifel nur als den Ausdruck der Erkenntniss des Unfertigen, was die Sache noch hat, möchte angesehen wissen. Uskow fand, dass die erste Anlage der Lunge sowohl wie der Leber durch eine Verdickung einer entsprechenden umschriebenen Partie des Mesoblasten eingeleitet wird. Die Zellen derselben werden hochcylindrisch, und da nun auch die unmittelbar darunter liegende Gewebsschicht sich durch das Auftreten neuer Zellen verstärkt, so tritt — um speciell bei der ersten Lungen-Anlage zu bleiben — diese als ein kleiner Hügel jederseits am sogenannten Mesocardium posterius hervor, welcher Hügel von einem hohen sich lebhaft färbenden Cylinderepithel überzogen wird, während die benachbarten Zellen viel niedriger, in gewöhnlicher Weise erscheinen. In diesen Hügel wächst nun vom Vorderdarm aus der epitheliale Lungenkeim hinein. Mit Recht kann man fragen, was die Verdickung des mesoblastischen Cylinderepithels — wir wollen es, seiner Lage halber, vorläufig so bezeichnen — bedeute? Hier ist nun ein von Uskow betonter Umstand von Wichtigkeit, dass nämlich ein deutlicher Grenzcontour, der früher zwischen dem genannten Epithel und seiner Unterlage bestand, schwindet, und dass Abkömmlinge der Cylinderzellen in das unterliegende bindegewebige Lager hineinzutreten scheinen. Der Gedanke liegt nahe, dass es sich hier um muskulöse Elemente handelt, da wir für die epithelialen und rein bindegewebigen Theile eine andere Quelle unzweifelhaft vor uns haben. Ein anderer Theil der cylindrischen Zellen würde natürlich als viscerales Pleuraepithel zur Verwendung kommen. Auf-

1) Vgl. u. a. Schenk: Lehrbuch der vergleichenden Embryologie. Wien 1874. p. 55.



fallend ist, dass eine ähnliche epitheliale Verdickung dem Müller-schen Gange gegenüber erscheint; ich habe auf letztere bereits in meiner Schrift über den Eierstock hingewiesen, ihr damals aber eine ganz andere, wie es scheint, falsche Deutung gegeben. Vielleicht ist hierin auch die Quelle der Muskulatur eines Theiles der ausführenden Wege des Genitalapparates zu suchen. Ganz in derselben Weise verhält es sich mit der Leber, worüber das Nähere bei Uskow nachzulesen ist.

Uebrigens hat es auch keine grossen Schwierigkeiten, die gesammte Muskulatur selbst sehr weit peripherisch verzweigter Canäle, wie der Blutgefässe und der Ausführungsgänge grosser Drüsencomplexe, von einer einzigen centralen Quelle abzuleiten. Schon His (Parablast, p. 104) hat mit Recht darauf hingewiesen, dass hier die distale Muskulatur in continuirlicher Folge von der zunächst benachbarten proximalen entstehen möge.

Ziehen wir die Ontogenie wie die Phylogenie zu Rathe, so dürften die Muskelfasern von der Form der glatten die älteren und ursprünglicheren sein; die quergestreiften entwickelten sich dann vielleicht in Anpassung an die Erfordernisse rascherer und genauer bemessener Bewegung, denn wir sehen die letzere immer an das quergestreifte Faserelement geknüpft. — Quergestreifte und glatte Fasern sind die einzigen dem Muskelgewebe zugehörigen Elemente; das Sarkolemma ist, meinen Untersuchungen zu Folge, bindegewebiger Natur und durch eine Kittmasse mit der contractilen Faser verklebt. Das parablastische Sehnengewebe hängt nur mit dem Sarkolemma und dem Perimysium (wie schon Reichert[1]) angegeben hat) zusammen.

Das Nervengewebe steht dem Epithelgewebe noch am nächsten, wie schon die allbekannte Entwickelung des Centralnervensystems beweist. Aus diesem leiten sich aber in ununterbrochener Folge die peripheren Nerven ab. Wir rechnen, ebenso wie His, zum Nervengewebe: die Nervenzellen, die Nervenfasern und die von Virchow[2]) sogenannte Neuroglia. Dass letztere nicht zum parablastischen Bindegewebe zu rechnen sei, darüber

---

1) K. B. Reichert: Bemerkungen zur vergleichenden Naturforschung im Allgemeinen und vergleichende Beobachtungen über das Bindegewebe und die verwandten Gebilde. Dorpat, 1845. p. 76 ff.

2) R. Virchow: Gesammelte Abhandlungen. Frankfurt a. M. 1856. pag. 890.

finden wir schon früher von mehreren Seiten ausgesprochene Angaben. Besser[1]) erklärte, wohl als der Erste, bereits 1866, dass die Anlagen der Nervenzellen und Nervenfasern mit denen der Neuroglia zusammenfielen und leitete speciell die Nervenelemente aus weiter entwickelten Glia-Bildungen ab. 1869 entschieden sich Henle und Merkel[2]) dafür, dass die Neuroglia kein Bindegewebe sei. Hierher Gehöriges treffen wir auch bei Fritsch[3]). Histogenetisch haben indessen erst die neueren Arbeiten von Götte[4]), Stricker und Unger[5]) wohl allgemein die Anschauung von der nervösen Natur der Neuroglia befestigt. Wir haben in letzterer eine zwar aus nervöser Quelle stammende, aber nicht zu nervöser Function entwickelte Gewebsmasse zu sehen, die wesentlich als Stützsubstanz functionirt und eine Modification des Hauptgewebes darstellt, ähnlich wie die Cuticularbildungen beim Epithel und das elastische Gewebe unter den Bindesubstanzen. Schwierig ist es bei dem heutigen Stande der Histogenese zu entscheiden, was an einer Nervenfaser nervös sei, was nicht. Sicher dürfen wir den Axencylinder und seine Aequivalente, die Axenfibrillen, als nervös ansehen; ob aber auch die Markscheide und die Schwann-sche Scheide, ist mindestens sehr zweifelhaft.

Indem wir zu einer kurzen Erörterung der parablastischen Gewebe übergehen, stossen wir zunächt auf die Thatsache, dass ebensowohl hier, wie bei den archiblastischen Bildungen, feste Gewebsmassen so gut, wie flüssige vorhanden sind. Zu den letzteren zählen die Blutflüssigkeit, die Lymphe, die Cerebrospinalflüssigkeit, der Inhalt der Augenkammern, die Synovia u. A. Die parablastischen Gewebe zeigen sämmtlich 3 Hauptbestandtheile, durch deren Variationen oder theilweises Schwinden die verschiedenen Formen hervorgebracht werden; es sind dies:

---

1) L. Besser: Zur Histogenese der nervösen Elementartheile in den Centralorganen des neugeborenen Menschen. Virchow's Archiv für pathol. Anat. XXXVI. Bd. p. 305.

2) J. Henle und F. Merkel: Ueber die sogenannte Bindesubstanz der Centralorgane des Nervensystems. Zeitschr. für rationelle Med. III. Reihe, 34. Bd. p. 49 (1869).

3) G. Fritsch: Bericht über eine wissenschaftliche Expedition nach Kleinasien. Berliner akadem. Monatsberichte, 1875. p. 508 (519).

4) A. Götte: Entwickelungsgeschichte der Unke, p. 275 ff.

5) S. Stricker und L. Unger: Untersuchungen über die Entwickelung der centralen Nervengewebe. Wiener akad. Sitzungsber. 13. Nov. 1879.

die Zellen, die Grundsubstanz und die Fasern. Als die primitive Form der parablastischen Zelle betrachte ich mit Rollett[1]) und His (Parablast) die Leucocyten, wobei ich bemerke, dass Rollett viel weiter geht als His und ich, und die Leucocyten als allgemeine Keimzellenform für verschiedenartige Gewebe ansieht; er hat darin bekanntlich in neuerer Zeit sehr viele Nachfolger, namentlich auf pathologisch-anatomischem Gebiete, gehabt.

Herrscht diese Leucocytenform der Zellen vor und treten dabei die homogene Grund- oder Kittsubstanz so wie die Fasern in den Hintergrund, so kommt die von Kölliker[2]) sogen. cytogene (adenoide, His) Bindesubstanz zum Vorschein. Aus dieser sind alle sogenannten parablastischen Drüsen: Lymphdrüsen, Milz und die definitive Thymus etc. gebildet. Ueberwiegen die leimgebenden Fasern, so haben wir das faserige gewöhnliche Bindegewebe, theils in lockerer, theils in fester Form. Bei vorherrschender Grundsubstanz entwickeln sich Knorpel, Knochen und Zahnbein. Sind endlich die Bindegewebszellen in gewisser Weise besonders ausgebildet, bezw. umgebildet, dann treten damit, je nach der Art der Umbildung, das Fettgewebe, die pigmentirte Bindesubstanz und das Endothelgewebe in die Erscheinung. Letzteres besteht, wie es His definirt hat, aus abgeplatteten Parablastzellen, welche einen continuirlichen Belag von Oberflächen herstellen. Ich muss diese Definition noch dahin verschärfen, dass diese Oberflächen „Binnenräumen" des Körpers angehören, von mir sogenannte „Binnenflächen" darstellen. Wie vorhin erörtert, scheide ich die Coelomflächen der Vertebraten aus. Für das Endothel bleiben, meiner Ansicht nach, also nur noch übrig: die Gefässräume, die Binnenräume der Hüllen des Centralnervensystems, die lymphatischen Räume der Sinnesapparate, die Gelenkhöhlen und die Schleimbeutel nebst den Sehnenscheiden. Die letzteren 3 Höhlen zeigen jedoch keinen continuirlichen Endothelbelag, sind daher eher als nackte Bindegewebsflächen aufzufassen, cf. Hagen-Torn, dieses Archiv 21. Band.

Ich will diesen Abschnitt nicht schliessen, ohne auf das bemerkenswerthe Zusammentreffen hingewiesen zu haben, welches

1) A. Kölliker: Gewebelehre. 4. Aufl. p. 70.

2) A. Rollett: Ueber Elementartheile und Gewebe und deren Unterscheidung. Untersuchungen aus dem Institute für Physiologie und Histologie in Graz, herausgegeben von A. Rollett. II. Heft, 1871. p. 111 (132.)

sich für die phylogenetische und ontogenetische Entwickelung der Bindesubstanzen ergiebt. Thatsache ist, dass die parablastischen Gewebe, und besonders die Bindesubstanzen, erst im Vertebratenstamme ihre volle Ausbildung erreichen und dass die höchstentwickelten Formen derselben erst bei den höheren Vertebraten auftreten. Den niederen Formen der Coelenteraten fehlt dagegen noch jede Bindesubstanz und es ist mir sogar fraglich, ob man bei ihnen überhaupt von parablastischen Bildungen reden darf. Entsprechend diesem Verhalten sehen wir ontogenetisch die Bindesubstanzen als die letzten in der Gewebsreihe sich entwickeln.

VII.

Man kann über den Ursprung der Gewebe und deren histogenetische Eintheilung nicht gut handeln, ohne über das vielbesprochene mittlere Keimblatt, den Mesoblasten, seine Meinung abzugeben, und so sei es auch mir zum Schlusse gestattet, noch darauf zurückzukommen. Götte[1]) hat, wie wir sahen, mit Recht zuerst darauf aufmerksam gemacht, dass man streng zwischen dem Mesoblasten und den beiden zuerst auftretenden Keimblättern unterscheiden müsse. Er nennt diese die beiden „Keimschichten" und zeigt, dass die späteren 3 Keimblätter der Autoren mit diesen beiden Keimschichten, oder wie man sie auch bezeichnen kann, den beiden primären Keimblättern, nicht zu vergleichen seien, denn das mittlere der späteren 3 Keimblätter, der vielberufene Mesoblast, nimmt allemal seine erste Entstehung, mag man nun diesem oder jenem Autor folgen, aus einem oder dem anderen der beiden primären Keimblätter, oder aus beiden zusammen, nicht aber, wie diese, aus dem gefurchten Materiale unmittelbar.

Nun gehen aber die Ansichten der Forscher bezüglich der Quelle des Mesoblasten weit auseinander. Die Einen, und als Hauptvertreter dieser Meinung muss Kölliker[2]) genannt werden,

---

1) A. Götte: Beiträge zur Entwickelungsgeschichte der Wirbelthiere I. Dieses Archiv, Bd. IX. p. 679 ff.

2) Vgl. besonders: Die Entwickelung der Keimblätter des Kaninchens. Festschrift zur Feier des 300jähr. Bestehens der Julius-Maximilians-Universität zu Würzburg. Leipzig 1882.



wollen den Mesoblasten, wenigstens was die höheren Wirbelthiere angeht, ausschliesslich aus dem primären Epiblasten hervorgehen lassen. Wieder Andere, und in erster Linie ist Remak zu nennen, stellen den primären Hypoblasten, Götte's untere Keimschicht, als Mesoblastquelle ausschliesslich hin. Ihm folgen Götte (l. l. c. c.) und neuerdings alle diejenigen, welche wie Kowalevsky und O. und R. Hertwig (l. l. c. c.) den Mesoblasten auf eine symmetrische vom primären Hypoblasten ausgehende Faltenbildung, zwischen die beiden primären Keimblätter sich vorschiebend, zurückführen. Zwischen beiden extremen Ansichten gibt es zahlreiche Vermittler, welche sowohl dem Epiblasten, wie dem Hypoblasten seinen Antheil an der Mesoblastbildung vindiciren; es wären hier His[1]), Rauber[2]), Gasser[3]), Kupffer[4]), Duval[5]), Gerlach[6]) u. A. zu nennen, deren Meinungen aber unter sich auch noch in manchen Puncten differiren. Man wolle es mir zu Gute halten, wenn ich hier die so oft in allen Abhandlungen über die Keimblattbildungen citirten Ansichten nicht abermals wiederhole.

Unter diesen Umständen scheint es wohl unabweislich, dass man den Mesoblasten als ein zusammengesetztes und vielleicht auch veränderliches Gebilde ansehen muss. Denn an der Herkunft desselben bei verschiedenen Thiergruppen aus dem primären Hypoblasten, und zwar nach jenem öfter besprochenen Modus der Faltung im Sinne Kowalevsky's, kann man füglich, Angesichts der so zahlreichen Bestätigungen, nicht zweifeln. Für die Säugethiere haben wir in E. v. Beneden einen entschiedenen Vertreter derselben Ansicht, wenn auch nicht auf dem Wege der Faltenbildung. Vergleiche auch die Erörterungen Balfours in dessen vergleichende Embryologie II. 262. Stellt man diesem die so bestimmt ausgesprochenen neuereren Erfahrungen Köl-

1) W. His: Neue Untersuchungen über die Bildung des Hühnerembryo. Arch. für Anat. und Entwickelungsgeschichte. 1877.

2) Rauber: Primitivstreifen u. Neurula der Wirbelthiere. Leipz. 1877.

3) Gasser: Ueber den Primitivstreifen bei Vogelembryonen. (l. c.) und: Beiträge zur Kenntniss der Vogelkeimscheibe. Archiv für Anatomie und Entwickelungsgesch. 1882. p. 359.

4) Kupffer: Gastrulation an den meroblastischen Eiern der Wirbelthiere. (l. c.)

5) M. Duval: Études sur la ligne primitive de l'embryon du poulet. Ann. Sc. nat. VI. Sér. 1880.

6) Leo Gerlach: Biol. Centralbl. 1881. 1 und 2.

likers gegenüber, welcher beim Kaninchen und Huhn scharf jegliche Betheiligung des primären Hypoblasten ausschliesst, so erscheint eine Vermittelung unmöglich. Und dennoch mehren sich die Stimmen zu Gunsten Köllikers (vgl. z. B. Braun[1]) und Koller[2])). Wo liegt da das Rechte?

Zwischen E. v. Beneden und Kölliker gibt es in der That keine Vermittelung; hier können nur weitere Untersuchungen entscheiden. Anders liegt die Sache, wenn wir die Angaben für die niederen Thiere mit denen für die höheren Vertebraten zu versöhnen suchen. Hierbei ist die Annahme wohl zulässig, dass mit der höheren Entwickelungsform Leistungen eines primären Keimblattes auf das andere übertragen werden, um so mehr, als wir ja am Blastoporus beide primären Keimblätter, selbst nach ihrer vollkommenen Ausbildung, immer continuirlich in einander übergehen sehen und in der Phase der Blastula Haeckels eigentlich gar kein Unterschied existirt. Beide zusammen vertreten eben eine Grundlage des Körpers, die archiblastische.

Man müsste also schliessen, dass zur Zeit, wann der (primäre) Mesoblast entsteht, überhaupt noch keine vollendete Differenzirung der Zellen in den beiden primären Keimblättern eingetreten sei, und dass thatsächlich die Bildung des (primären) Mesoblasten, wenn wir von den niederen Thierformen zu den höheren fortschreiten, immer mehr vom primären Epiblasten übernommen wird.

Es kommt aber noch ein anderes Moment für die Mesoblastbildung in Betracht, was mir bisher noch nicht hinlänglich gewürdigt zu sein scheint: ich meine den Antheil, den der Parablast an der Bildung des Mesoblasten nimmt. Meiner Meinung nach muss man einen primären und secundären Mesoblasten unterscheiden. Der primäre ist derjenige, welcher von den beiden primären Keimblättern hergestellt wird, sei es nun, dass der Hypoblast oder der Epiblast vorwiegend Antheil nimmt. Zu diesem primären Mesoblasten gesellen sich später die parablastischen Elemente hinzu, die ja, wie bekannt, sobald sie einmal erschienen sind, sehr rasch sich aus sich selbst heraus (durch Theilung) vermehren — wofür der Verfolg der karyokinetischen Figuren Belege bietet — und nun schaa-

1) M. Braun: Ueber die Entwicklung des Wellenpapageis. Semper: Arbeiten des zool.-zoot. Instituts in Würzburg. V. Bd. Heft II und III.

2) R. Koller: Untersuchungen über die Blätterbildung im Hühnerkeim. Dieses Archiv XX. p. 174 ff.



renweise, wesentlich zunächst als Gefässanlagen, in das Bereich des primären Mesoblasten hineinwandern. Was von parablastischen Elementen zwischen die Zellen des Epiblasten und Hypoblasten hineingelangt, ist kaum der Erwähnung werth, wenigstens in der ersten Entwickelungsperiode, so lange die Keimblätter noch gut erkennbar sind. Das Gebiet des Mesoblasten ist es, welches hauptsächlich von parablastischen Elementen aufgesucht wird, und den so mit letzteren durchsetzten Mesoblasten bezeichnet man wohl passend als „secundären". Demgemäss würde der primäre Mesoblast zu den archiblastischen Gebilden gehören, der secundäre aber auch parablastische Elemente enthalten. Dass parablastische Elemente reichlich in den primären Mesoblasten hineingelangen, dafür kann ich mich besonders auf die erwähnten Angaben von His und auf Kupffer[1]) berufen. Meine Zählung der Keimblätter, die im Wesentlichen sich also auf Götte's Unterscheidung stützt, würde demnach folgende sein: 1) Abgefurchter Keim (Morula, Blastula). 2) Die beiden primären Keimblätter: a) primärer Epiblast, b) primärer Hypoblast. 3) Auftreten des primären Mesoblasten, der entweder aus 2b oder aus 2a und 2b hervorgeht (nach Kölliker bei Säugern und Vögeln auch allein aus 2a). Wir haben dann, falls der primäre Mesoblast nur aus 2b hervorgeht, im dritten Stadium: α) den primären Epiblasten, β) den primären Mesoblasten, γ) den secundären Hypoblasten, d. h. den von 2b nach Abzug von 3β verbleibenden Rest. Für den Fall, dass auch der Epiblast einen Antheil lieferte, müssten wir in diesem Stadium auch von einem secundären Epiblasten sprechen. Im vierten Stadium würde dann durch das Hinzutreten der parablastischen Elemente aus dem primären Mesoblasten der secundäre hervorgehen.

Angesichts des eben Besprochenen, namentlich der Thatsache, dass der Mesoblast ein so bunt zusammengewürfeltes Gebilde darstellt, aus dem, selbst wenn wir uns auf den primären Mesoblasten beschränken, wenigstens zweierlei Gewebe, Epithelien und Muskeln, hervorgehen; ferner, dass der streng gesonderte Epiblast ebenfalls zweierlei Geweben, Epithelien und Nerven, den Ursprung gibt, muss man nothwendig zu dem Schlusse kommen, dass die Keimblätter für die Histogenese des Embryo keine einschneidende Bedeutung haben;

1) Kupffer: Die Gastrulation etc. l. c. p. 17 u. a.

den secundären Mesoblasten kann man eigentlich kaum mehr ein Keimblatt nennen. In dieser Auffassung des Mesoblasten so wie in der Abweisung einer histogenetischen Bedeutung der Keimblätter, schliesse ich mich demnach zum Theil an Götte, O. und R. Hertwig, so wie an Kölliker an, vgl. besonders des Letzteren Aeusserungen, l. c. Keimblätter des Kaninchens p. 44 ff., während in einzelnen Anschauungen und Motivirungen noch Differenzen zwischen uns bestehen bleiben. Jedenfalls glaube ich meiner Auffassung vom Parablasten und Mesoblasten den Vorzug grösserer Einfachheit vor der His' und Köllikers, und schärferer Umgrenzung des Mesenchym- bezw. Parablastbegriffes gegenüber den Brüdern Hertwig vindiciren zu dürfen. Auch passt sie ungezwungen in den Rahmen einer monophyletischen Descendenzlehre.

Die scharfe Trennung der einzelnen Gewebe tritt erst später ein mit v. Baers Primitivorganen, und scheint allerdings dann, wenigstens für die höheren Thiere, unter normalen — vielleicht auch unter pathologischen Bedingungen — für die Dauer des Lebens Bestand zu haben. Dennoch besteht auch eine erste viel frühere histogenetische Differenzirung; diese findet aber ihren Ausdruck nicht in den bisher angenommenen Keimblättern, sondern im Archiblast und Parablast: wir dürfen in dieser von His begründeten Lehre, mag sie auch nicht in ihrem vollen Umfange aufrecht zu erhalten sein, sicherlich einen bedeutenden Fortschritt der allgemeinen Embryologie und Anatomie erblicken.

(Aus dem anatomischen Laboratorium zu Bonn.)

Beiträge zur Anatomie des Excretionsapparates (Schleifencanäle) der Hirudineen.

Von

Oscar Schultze.

Hierzu Tafel I.

Die Kenntniss des jetzt allgemein als excretorischer[1]) Apparat aufgefassten Organsystemes der Hirudineen verdanken wir hauptsächlich den Untersuchungen von Leydig, Ray Lankester, Bourne, Lang u. A.[2]). Als Resultat dieser Forschungen lässt sich zusammenfassen, dass genanntes Organsystem aus segmental gruppirten Drüsen besteht, von denen jede eine Combination von entweder verästelt oder einfach durchbohrten Zellen mit mehr oder weniger weiten Hauptgängen aufweist. Das Vorhandensein von durchbohrten Drüsenzellen, deren Secret durch die Gänge der benachbarten Zellen hindurchpassiren muss, hat etwas von dem hergebrachten Drüsenschema so gewaltig abweichendes, dass eine erneute Untersuchung über die Art des Zusammenhanges der Theile nicht unwichtig erscheinen wird, zumal sich die Angaben der neuesten Autoren Bourne[3]) und Lang[4]) in diesem Punkte widersprechen. Ersterer vermuthet zwar einen Uebergang der Lumina der durchbohrten Zellen in den Hauptgang, steht aber den Angaben von Lang gegenüber, welcher bei Clepsine und Aulostomum

1) Injicirt man Aulostomum indigschwefelsaures Natron in den Darm, so findet man das Pigment nach einiger Zeit in den Schleifencanälen wieder.

2) Näheres über die Litteratur siehe Quarterly Journal of Microscopical Science. Vol. XX, 1880. On the structure of the Nephridia of the Medicinal Leech. By A. G. Bourne. p. 284 ff.

3) l. c. p. 292.

4) Mittheilungen aus der zoologischen Station zu Neapel. III. Bd. 1881. Der Bau von Gunda segmentata etc. von A. Lang. p. 235.

directe Communication zwischen Zelllumina und Hauptcanal gesehen haben will. Nach Aufklärung dieses Widerspruches würde als zweite Frage zu beantworten sein: Besteht das Excretionsorgan der Hirudineen, wie das anderer Anneliden, aus einem Apparat, in welchem das Excret vom Beginne des Systems bis zur Ausscheidung aus dem Thiere einen bestimmt vorgeschriebenen, nur einmal durchlaufenen Weg zu nehmen hat, oder finden sich Theile, die man mit Bourne unter dem Namen „recurrent duct" vereinigen muss?

Durch eingehendere Beschäftigung mit den Excretionsorganen von Clepsine complanata und Cl. bioculata, Nephelis, Aulostomum und Hirudo ist es mir möglich gewesen, zur Beantwortung beider Fragen einige Daten zu gewinnen. Bevor ich auf die Sache selbst eingehe, gebe ich kurz an, welche Methoden bei den Untersuchungen in Anwendung kamen.

Zur Isolation der genannten Organe mit Hülfe von Nadeln unter dem Zeiss'schen Präparirmicroscope wurde entweder frisches Material benutzt, oder die Thiere wurden sechs Stunden in 20 %ige Salpetersäure gebracht, worauf die Canäle theils direct, theils nach 1—3tägiger Maceration in Wasser zur Präparation kamen. Die nachfolgende Maceration hat den Vortheil, dass durch sie die Lumina der Canäle sich heller von der sie umgebenden Zellsubstanz abheben. Die zu Schnittserien dienenden Thiere wurden nach Ligatur um den After vom Munde aus nicht allzu prall mit 0,2 %iger Chromsäure injicirt und der Oesophagus ebenfalls zugeschnürt. Nach eintägigem Liegen in derselben Säure wurden die Präparate von der Rückenfläche aus der Länge nach aufgeschnitten und mehrere Stunden gründlich ausgewässert. Dann in Alcohol gebracht, dessen Gehalt allmählich bis zu 98 % erhöht wurde, gaben sie ein schönes Material zur Anfertigung von Längs- und Querschnitten. Die Erkennung der Zellkerne, welche durch solche Behandlung häufig schon zur Genüge ermöglicht war, wurde noch erleichtert durch 24stündiges Liegen der Schnitte in Hämatoxylinlösung und nachfolgende Auswässerung in 0,5 %igem Alaun. Da diese Methode vollständig befriedigte, wurde von dem Gebrauche des nach Bourne's Vorschrift angefertigten Boraxcarmins abgesehen. Bei den grösseren Hirudineen lieferten in angeführter Weise in Chromsäure und 70 %igem Alcohol gehärtete Thiere brauchbares Material zum Studium der ganzen in situ heraus-

präparirten Segmentalorgane, an denen durch Aufhellung in Glycerin sehr schön der Zusammenhang der feinen und gröberen Lumina verfolgt werden konnte. Die in dieser Weise gewonnenen ganzen Canäle wurden bei zu grosser Resistenz des Bindegewebes vor der Einbettung in Glycerin noch einige Stunden der Einwirkung schwacher Salpetersäure ausgesetzt.

Im Folgenden werden zunächst die Befunde bei den einzelnen Species angegeben und zum Schlusse aus der Combination der Ergebnisse bei den Einzeluntersuchungen ein allgemeines Schema für den Zusammenhang und den Verlauf der einzelnen Abschnitte gewonnen werden.

Clepsine complanata.

(Fig. 1—9.)

Das Excretionsorgan von Clepsine complanata zeigt auf die erste Beobachtung zwei zusammenhängende Theile, von denen der eine (A) (vergl. Fig. 1) deutlich drei Lumina aufweist. Das eine derselben, durch seine grössere Weite die beiden anderen übertreffend, ist fast in seinem ganzen Verlaufe an der Innenseite der beiden anderen gelegen; die letzteren, von ungefähr gleichem Durchmesser, winden sich vielfach umeinander. Der andere Theil (B) lässt zwei deutlich gesonderte Lumina erkennen, von denen sich wiederum das eine von dem anderen durch seine grössere Weite unterscheidet. Das weitere liegt auch hier nach innen von dem feineren und kreuzt dasselbe, soviel beobachtet, nur einmal. An der Stelle, wo sich A und B vereinigen (C), findet sich ein schleifenartiger Theil (D), der als Ausschaltungstheil erscheint und in seiner ganzen Länge zwei sich vielfach kreuzende Lumina von ungefähr gleichem Durchmesser enthält. Der Zusammenhang bei C ist ein so inniger, dass es mir nicht möglich war, genau zu erkennen, einerseits, welche von den drei Lumina des Theiles A in die angehängte Schleife D übergehen, andererseits, ob sich das stärkere der drei Lumina in A in das stärkere der beiden in B direkt fortsetzte, wenn auch die Wahrscheinlichkeit sehr für diese Annahme sprach. Mit derselben Sicherheit jedoch, mit welcher sich der Uebergang des feineren Lumens von B bei b in D erwies, zeigte sich ferner, dass bei b′ sich das weitere Lumen von B in einen Theil (E) fortsetzte, der an der Bauchfläche nach aussen mündete. Das aus D kommende in B verlaufende feinere Lumen

verlängert sich zu einem sehr zarten Canal, der gesondert verlaufend bei a' in A übergeht; es liess sich jedoch keine Gewissheit darüber erlangen, in welches der drei Lumina von A er übergeht. Bei a' befindet sich eine bogenförmige Umschlagstelle des Lumens. Bei b' ergab sich ferner ein sehr zarter Zusammenhang zwischen dem Theil B und dem Abschnitt F, in welchem ein gesondertes Lumen nicht zu erkennen war; es liess sich demgemäss auch nichts näheres über den Zusammenhang mit B ermitteln.

Den anderwärts mehrfach erwähnten und z. B. von Hoffmann[1]) gezeichneten Wimpertrichter habe ich nicht auffinden können.

Der Theil F besteht aus auffallend grossen runden bis ovalen Zellen, deren Durchmesser 0,12 mm im Mittel beträgt bei einem Kerndurchmesser von 0,033 mm (s. Fig. 2 und 3). Sie sind rosenkranzartig an einander gereiht und durch sehr feine Commissuren mit einander verbunden. Ein derartiges feines Verbindungsstück stellt auch den einzigen Zusammenhang dieser Zellenreihe mit dem Theile B her. Diese äusserst lockere Verbindung geht daher bei der Präparation nach Behandlung mit Säure sehr leicht verloren, so dass man die Kette der Zellen oder auch die Zellen allein isolirt erhält. Die Verbindung ist aber thatsächlich vorhanden, und das innerhalb der Zellen constatirte Netz feiner Durchbohrungen (s. u.) lässt ihre Zugehörigkeit zum Excretionsorgan ausser Zweifel und schliesst die Möglichkeit aus, diese Zellen mit Eiern zu verwechseln. Das Protoplasma stellt sich, wie das aller übrigen zum Excretionsorgan gehörigen Zellen, nach der Einwirkung von Reagentien als sehr fein gekörnelt dar. Die blassen Zellkerne sind auffallend gross mit deutlichem Kernkörperchen. An der Peripherie hebt sich eine markirte Rindenschicht ab, wie sie auch Bourne an den verästelt durchbohrten Zellen von Hirudo beschreibt, die auch hier wohl nur Einwirkung des Reagenz ist. Innerhalb der Zellen beobachtet man deutlich ein feines Netz von Durchbohrungen von mehr centralem, als peripherischem Verlauf, welches in die feinen die Zellen verbindenden Commissuren seine Ausläufer erstreckt.

Ueber die Beziehungen der verästelten Zelllumina in dem

---

1) Untersuchnngen über Bau und Entwickelungsgeschichte der Hirudineen. Haarlem 1880.

Theile B (s. Fig. 9) zu dem in demselben Theil liegenden Hauptlumen blieb ich ganz im Unklaren. Dennoch bin ich sehr geneigt, mich gegen die von Lang (l. c. Fig. 32) gezeichnete Communication der verästelten Durchbohrungen mit dem Hauptlumen auszusprechen, und zwar einerseits in Folge eingehender Prüfung vieler Schnitte, deren Beobachtung mir niemals deutliche Communication zeigte, andrerseits wegen der Analogie mit den von Bourne bei Hirudo gefundenen und weiter unten bei Aulostomum beschriebenen Verhältnissen.

Es ist mir nicht gelungen, neben den grossen Kernen bei Clepsine die kleinen von Lang (Fig. 32) gezeichneten zu beobachten, ihre Existenz ist aber wohl zweifellos.

Die beiden in dem Theile D liegenden Lumina präsentiren sich als einfache Durchbohrungen langgestreckter, spindelförmig ausgezogener Zellen, die sich über einander lagern oder sich um einander winden (s. Fig. 4). Sehr interessant stellt sich die Verbindung dieser Zellen an den lang ausgezogenen Enden dar. Mit der Verschmälerung der Zellsubstanz nimmt die Weite des Lumens ab, endlich verschwindet dieses ganz, und die Verbindung mit der benachbarten Zelle wird durch einen zarten Protoplasmastreifen hergestellt, in welchen das Lumen sich allmählich verliert, ohne sich bis zum Wiederauftreten in der benachbarten Zelle verfolgen zu lassen. Auch ist die Unterscheidung der Zellgrenzen in dem Verbindungsstück nicht möglich.

Die in dem Theile D beobachtete deutliche Sonderung der Zellen mit ihrem zugehörigen Lumen von einander war in den Abschnitten A und B nicht möglich, obwohl man auch hier annehmen darf, dass jedes Lumen eine gesonderte Zellenreihe durchbohrt. In Figur 6 ist ein Längsschnitt durch A schematisch gezeichnet. Ob die in A und B der Länge des Canales nach sehr nahe bei einander liegenden Kerne der durchbohrten Zellen auf eine grosse Breite und kurze Länge der zugehörigen Zellen bezogen werden dürfen, liess sich nicht entscheiden.

Aeusserst interessante Zellen bietet der von a' zu b' laufende feinste Canal des Systems (s. Figur 5). Bei einem Durchmesser von 0,01 mm und einem Lumen von 0,007 mm (an der feinsten Stelle) ist der Abstand der Kerne, deren Durchmesser 0,014 mm beträgt, 0,126 mm. Die letzteren veranlassen eine seitliche scharf begrenzte Ausbuchtung des Canales. Die Zellsubstanz wird von

b' nach a' hin allmählich voluminöser. Nur zwei bis drei dieser langgestreckten Zellen bilden die Strecke b'—a'.

Die Zellen des das Excret nach aussen befördernden Theiles (E) haben eine Durchschnittslänge von 0,234 mm bei einer Breite von 0,1005 mm. Deutlich werden hier die Zellgrenzen wahrgenommen, und in jeder Zelle liegt ein Kern von 0,026 mm Durchmesser. Das anfangs gewundene Lumen mit einer Weite von 0,026 mm geht, je mehr es nach aussen zieht, in eine gestreckte Richtung über, was zugleich eine mehr elliptische Form der Zellen und eine mehr ovale der Kerne mit sich bringt (s. Fig. 8). Kurz vor der Ausmündung an der Bauchfläche beobachtete ich eine nochmalige starke Windung des zugleich erweiterten Lumens innerhalb einer runden, mit langem nach aussen führendem Fortsatz versehenen Zelle.

Clepsine bioculata.

(Fig. 17 u. 18.)

Die Untersuchungen an Clepsine bioculata liessen im wesentlichen dieselben Theile des Organsystems erkennen, welche bei Cl. complanata zur Beobachtung kamen. Der Abschnitt F tritt mit einer inneren Mündung in Verbindung, welche ohne Zweifel den Wimpertrichter darstellt (s. Fig. 18). Als wesentliche Unterschiede fallen auf, dass der Theil F hier aus langgestreckten, einfach durchbohrten Zellen besteht, während der folgende Theil B verhältnissmässig viel voluminöser ist, als bei Cl. complanata. Der Anfangstheil F ist hier für die absondernde Thätigkeit des Organs jedenfalls von geringerer Wichtigkeit, als derselbe Theil bei Cl. complanata. Ob man daher das verhältnissmässig grössere Volumen des Theiles B als Compensation für die geringere Thätigkeit in F auffassen kann?

Der von b' nach a' verlaufende feinste Canal hat einen Durchmesser von 0,02 mm bei einem Lumen von 0,013 mm und weist dieselben langgestreckten Zellen auf; nur liegen die Kerne nicht ganz so excentrisch, wie bei Cl. complanata.

Nephelis vulgaris.

(Fig. 19, 20, 21.)

Es ist mir nicht gelungen, die von Leydig beschriebene innere Mündung im frischen Zustande oder an Isolationspräparaten

zu erhalten. Ich sah allerdings an frisch zerzupften Thiertheilen einige mal Zellen mit langen Cilien, die jedoch nicht bestimmt unterzubringen waren. Ebenso sind meine Versuche, an Säurepräparaten den Trichter zu erhalten, ohne bestimmten Erfolg gewesen. Seinen Sitz verlege ich gemäss der Analogie mit Clepsine bioculata an den Theil F, dessen kolbiges Ende als ein blindes imponirt, aber wohl nur eine Umschlagsstelle ist. Ein weites Lumen lässt sich in diesem Theil nicht erkennen. Im übrigen finden wir die Theile A und B von je einem weiten Lumen durchzogen, das sich aus B in den zur Blase führenden Abschnitt E direkt fortsetzt. A enthält ausserdem zwei Lumina von gleicher Weite, B eines, welches sich bei b′ in die Strecke b′—a′ fortsetzt. Auch hier verläuft das weite sich in die Blase fortsetzende Lumen an der Innenseite der weniger weiten Lumina.

Die Durchschnitte zeigten theils einfache, zellendurchbohrende Lumina, theils neben solchen und um dieselben gelagert feinere verästelte Durchbohrungen. Die zu diesen gehörigen kleineren Kerne liegen peripher von den grösseren derjenigen Zellen, welche von dem weiten Lumen durchbohrt werden (s. Fig. 21). Zellgrenzen waren nicht wahrzunehmen. Deutlich treten diese hervor in dem Blasengang (E), dem schleifenförmigen Anhang (D) und dem von b′ nach a′ ziehenden feinsten Canalabschnitt. Das Lumen der Zelle erweitert sich bei der jedesmaligen Berührung mit der benachbarten Zelle (s. Fig. 20). Die Länge der den Blasengang zusammensetzenden Zellen ist durchschnittlich 0,1 mm bei einer Breite von 0,07 mm; die Weite des ziemlich gestreckt verlaufenden Lumens = 0,018 mm, der Durchmesser der sehr hellen Kerne = 0,014 mm. In dem feinsten Canaltheile, welcher seine Richtung von b′ nach a′ nimmt, sind die wenigen ihn zusammensetzenden Zellen, wie bei den oben beschriebenen Arten, lang gestreckt, so dass ihre Breite sich zu der Länge ungefähr verhält wie 2 : 10. Nach a′ hin geht starke Zunahme des Zellumfangs mit Verbreiterung des Lumens Hand in Hand (s. Fig. 20). Die Anordnung des Protoplasmas erinnert hier sehr an den von Ray Lankester[1]) als „fibrillar structure“ bezeichneten Bau.

1) Zoologischer Anzeiger 1880. Nr. 49. p. 89.

Aulostomum gulo.

(Fig. 10—14.)

An dem Excretionsorgan von Aulostomum können drei Haupttheile unterschieden werden, von denen die beiden ersten — das System der verästelt und das der einfach durchbohrten Zellen — wesentlich functionelle, der dritte — der Centralcanal — zur Abführung des Excretes dienende Bedeutung haben möchte.

Der erste ist zusammengesetzt aus Zellen mit verrästelter Durchbohrung, wie Bourne von Hirudo ausführlich beschrieben hat. Der Anfangstheil stellt ein blindes, in den Hoden enthaltenden Körpersegmenten zu diesen hinziehendes Ende dar. Den kleineren Zellen am Beginne entsprechend sind die Lumina derselben fein und wenig verästelt; mit zunehmender Grösse der Zellen wächst der Durchmesser der Lumina, wie die Verästelung derselben zugleich eine grössere wird. Während die Zellen in dem Theile F einen soliden Cylinder zusammensetzen, sind sie in den Theilen B und C zu einem dicken Hohlcylinder gruppirt, dessen Cavum von dem Centralcanal ausgefüllt wird, ohne dass eine Communication zwischen diesem und den Lumina der ihn umgebenden Zellen vorhanden ist. Zu dieser einen Durchbohrung durch den weiten Centralcanal gesellt sich in dem Theil B noch eine zweite parallel der ersten verlaufende durch einen weniger weiten Centralcanal, der bei b aus dem Theile D austritt. Eine genaue Prüfung vieler Schnitte, veranlasst durch den Widerspruch zwischen Bourne (l. c. pag. 292) und Lang (l. c. pag. 235) hat die Ueberzeugung gewinnen lassen, dass eine Communication der verästelten Durchbohrungen mit dem Centralcanal in der Weise, wie sie Lang von Aulostomum angibt, nicht existirt. Denn, wie sich einerseits an feinen Schnitten bei scharfer Vergrösserung immer noch eine zarte Substanzschicht zwischen den peripherischen Durchbohrungen und dem Centralcanal unterscheiden lässt, so ist anderseits an dicken Schnitten deutlich zu beobachten, dass die senkrecht zu dem Centralcanal verlaufenden feinen Durchbohrungsäste über oder unter diesem hinwegziehen.

Wie sich in dem Theile B auch hier zwei Hauptlumina von ungleicher Weite wiederfinden, so sind in A drei Lumina enthalten, von denen sich zwei annähernd gleich, das dritte als durch

C direkt in das weite Lumen von B und weiterhin in die Blase übergehend zu erkennen gibt.

Die Zellen mit **einfacher** Durchbohrung bilden den Hauptbestandtheil des Abschnittes A. Da das Aufsuchen einer Verbindung derselben mit den verästelt durchbohrten Zellen die Aufmerksamkeit einzig und allein auf die Stelle b lenkte, so folgte eine genaue Prüfung dieser Stelle an frischen, Alcohol- und Säurepräparaten. An der Stelle, wo die Theile B und C zusammenstossen, wurde bemerkt, dass die peripherisch liegenden Zellen sich in einzelnen Reihen gruppiren, die nur einfache Durchbohrung zeigen. Die Zellen dieser Reihen sind länger gestreckt und gehen von der polygonalen Form allmählich in eine cylindrisch kantige, cylindrisch abgerundete und ovale über. Ihre Durchbohrungen nehmen ihren Lauf nach b hin und treten hier zu einer einzigen Zellreihe zusammen, die bei **einfacher** Durchbohrung sich vielfach schlängelt und mit dem bei b eintretenden feineren Centralcanal zu dem Abschnitt D wird. Dieser geht nach einer sich unter C hinziehenden Windung in den Theil A über. Die Zellen nehmen, je mehr sie nach aufwärts ziehen, an Volumen zu, und das sie durchziehende einfache Lumen windet sich um die in A enthaltenen Centrallumina, welche auch B durchlaufen, ohne mit denselben in Communication zu treten. An der Spitze a' angelangt, nimmt das Volumen der Zellen wieder ab, und der dieselben durchbohrende Canal **gibt hier dem Centralcanal seinen Ursprung**, welcher sich rückwärts wendend nacheinander durch die Abschnitte A, D und B verläuft, auf der Strecke b'—a' frei liegt, sich bei seinem Wieder-Eintritt in A stark verdickt, A nochmals durchzieht, dann nach seinem Laufe durch C, B und als Gang E das Excret des Organes zur Blase führt. Die verästelt durchbohrten Zellen, deren Complex das den resp. die Centralcanäle umgebende Rohr bildet, zeigen die von **Ray Lankester** und **Bourne** beschriebene fibrillar und rod-like structure (s. Fig. 12). Im frischen Zustande schwer sichtbar, lassen sich die verhältnissmässig kleinen Kerne mit deutlichem Kernkörperchen nach Liegen in absolutem Alcohol gut erkennen. Die Durchbohrungen gehen von dem Centrum der Zelle nach den benachbarten. Die Gefässe bilden die von **Bourne** bei Hirudo beschriebenen dichten Plexus um die Zellen (s. Fig. 16).

Veranlasst durch die bei Nephelis neben den kleinen beobachteten grossen Kerne (s. Fig. 21) wurde eine Reihe von Schnit-

ten einer Prüfung auf central, ausserhalb der verästelt durchbohrten Zellen gelegene Kerne unterworfen. Solche finden sich vereinzelt die peripherischen der durchbohrten Zellen an Grösse übertreffend und von mehr ovaler Form in der Substanz der Centralgänge von B und C (s. Fig. 11). In den Centrallumina des Theiles A konnte ich sie nicht entdecken. Ferner wurden in der Wand des zur Blase führenden Ganges (besonders auch bei Hirudo) grosse ovale Kerne beobachtet, die der Wand des Canales an Durchmesser gleichkommend in ziemlich weiten Abständen von einander lagen. Die Zellgrenzen liessen sich nicht mehr erkennen. Infolge dieser Beobachtungen muss ich mich gegen die bei Bourne in Fig. 2 und Fig. 13 gezeichnete kleinzellige Structur des Centralganges aussprechen. Ich bin sehr geneigt zu folgender Erklärung, die durch eingehendere Prüfung weitere Bestätigung finden möchte: Das Lumen des Centralcanales, der von a' an die direkte Fortsetzung des Lumens der einfach durchbohrten Zellen bildet, ist ebenfalls das Lumen durchbohrter Zellen. Es ist möglich, dass bei allmählich zunehmender Erweiterung des Lumens das Protoplasma der durchbohrten Zelle nicht mehr ausreicht, einen geschlossenen Ring um das Lumen zu bilden, und dass dann in die entstehende Lücke die nächstliegende Zelle zum Theil einrückt u. s. f. Somit beständen der Centralcanal und der Blasengang, die keinenfalls von einer gesondertes Epithel tragenden Schicht umgeben sind, aus Zellen, die im Anfang einfach durchbohrt und weiterhin wie Endothelien angeordnet sind.

Hirudo medicinalis.

(Fig. 15 und 16.)

Auf die Untersuchungen von Bourne verweisend, führe ich zunächst die wesentlichen Unterschiede von Aulostomum an. Während bei Aulostomum die Lumina der verästelt durchbohrten Zellen sich bei b zu einem einzigen Gange mit einfach durchbohrten Zellen vereinigen, finden sich bei Hirudo an derselben Stelle zwei Gänge, die das aus B und C gesammelte Excret dem Theile A zuführen. Dann tritt bei Aulostomum das System der einfach durchbohrten, aneinander gereihten Zellen auf. Dies geschieht jedoch bei Hirudo noch nicht. Die Lumina der eine ovale Gestalt annehmenden Zellen sind hier allerdings theils einfache Durch-

bohrungen, theils aber auch verästelte, so dass im Theile A ein Maschennetz der Lumina um die Centralgänge entsteht (s. Fig. 15). Nach dem Höhepunkt des Theiles A hin werden dann die das Maschennetz bildenden Anastomosen der Zelllumina allmählich seltener und die Lumina selbst weiter, bis schliesslich bei a' ein einfacher aus einfach durchbohrten Zellen zusammengesetzter Sammelgang entstanden ist, der als beginnender Centralcanal rückläufig wird, um an der Aussenseite des weiten Centralcanales in A verlaufend, letzteren bei a zu kreuzen und in Bourne's „recurrent duct" überzugehen.

Besondere Aufmerksamkeit wurde bei Hirudo auf das sogenannte blinde Ende verwandt (Bourne's „testislobe"). In allen Segmenten ohne Oeffnung in die Leibeshöhle liegt dieser Theil in den Hoden enthaltenden Segmenten mit seinem stumpfen Ende den nach Leydig dem contractilen Gefässsystem angehörenden Gefässblasen an der Aussenfläche des Hodens an. Diese Blasen sind auch in den beiden letzten, der Hoden ermangelnden Segmenten beobachtet, wo ebenfalls das blinde Ende an sie herantritt, nicht aber in den fünf oberen, auch keine Hoden bergenden Segmenten, wo die Theile einfach im Gewebe ihr Ende nehmen. So ist also weder direkte Beziehung zu den Hoden, noch zu den Gefässblasen vorhanden.

Verlauf und Zusammenhang der einzelnen Abschnitte des Excretionsorganes.

Die Combination der bei den angeführten Hirudineen beobachteten Theile des Organsystems zu einem für alle gültigen Schema kann bei der auffallenden Uebereinstimmung in der Anordnung und dem Bau der einzelnen Abschnitte nicht schwer fallen.

Von den bei Nephelis, Aulostomum und Hirudo nach aussen mündenden Blasen des Systems zieht durch E, B und A ein weiter Gang; ebenso setzt sich der bei Clepsine ohne Blase nach aussen mündende Abschnitt E durch B und A als weiter Canal fort. Während aber bei Clepsine und Nephelis der direkte Zusammenhang zwischen A und B nur vermuthungsweise erschlossen werden konnte, ist der Uebergang der Theile bei Aulostomum und Hirudo deutlich zu erkennen. Bei den Clepsinen und Nephelis war ferner beobachtet worden, dass bei a' eines der Lumina von A austritt,

das in dem feinen Canal a'-b' seine Fortsetzung fand. Die Befunde bei Aulostomum und Hirudo klärten dann darüber auf, dass dieses aus A nach b' seinen Verlauf nehmende Lumen die direkte Fortsetzung des weiten Ganges von A war, und dass die beiden anderen in A verlaufenden Lumina bei a' bogenförmig in einander übergehen. Die Beobachtung bei Clepsine, dass weiterhin der feine Canaltheil a'-b' einen direkten Uebergang bildet in das schwächere Lumen von B, dass dieses bei b in D eintritt und diesen Abschnitt durchläuft, legten folgenden Schluss sehr nahe: Da in dem die Verbindung zwischen A und B herstellenden Theile C nur das ganz weite Lumen beobachtet war, wird das aus B kommende in D verlaufende feine Lumen bei a in A übergehen, innerhalb von A verlaufen, sich bei a' bogenförmig umschlagen und nach seinem weiteren Laufe durch A wiederum bei a in D eintreten und bis b seinen Weg durch D nehmen. Diesen Schluss erwiesen die angeführten Untersuchungen bei Aulostomum und Hirudo als vollständig gerechtfertigt. So war von der Ausmündung des Systems nach aussen bis zu der Stelle b ein continuirlicher Zusammenhang hergestellt, und es fragte sich nun: Wie kommt die Verbindung des bis b in seinem ganzen Verlaufe abgeschlossenen Canales mit dem bei Clepsine den Trichter tragenden und bei Hirudo und Aulostomum blind endigenden Theile zu Stande? Da die Abschnitte B und F bei den beobachteten Thieren die verästelt durchbohrten Zellen aufwiesen, von welcher ein direkter Uebergang in die Hauptlumina, wie ihn Lang angibt, nicht erkannt werden konnte, so wurde ich zu der Vermuthung gedrängt, dass fragliche Verbindung durch die verästelt durchbohrten Zellen hergestellt wird. Dass dies thatsächlich der Fall ist, haben für Aulostomum und Hirudo die angeführten Untersuchungen bewiesen. Die allgemein herrschende Analogie zwischen den Befunden bei letzteren und denen bei Clepsine und Nephelis legt den Gedanken an einen ähnlichen Uebergang der verästelt durchbohrten Zellen in die einfach durchbohrten bei Clepsine und Nephelis sehr nahe. Ob der in Fig. 21 gegebene Durchschnitt des Systems von Nephelis, in welchem sish die verästelten Durchbohrungen zu einem Hauptlumen vereinigen, einen solchen Uebergang darstellt, kann ich nicht entscheiden. Der Schnitt würde dann die Gegend von b getroffen haben.

In Fig. 1 soll die punktirte, die Abschnitte F und B durch-

ziehende Linie den Uebergang des die Hauptlumina umgebenden, verästelt durchbohrten Zellencomplexes in das von der Ausmündungsstelle nach aussen bis b verfolgte Lumen vermuthungsweise andeuten.

Den von Bourne beschriebenen, sich von der Basis des „testis lobe" in diesen hinein erstreckenden Fortsatz des Centralganges habe ich nicht beobachten können.

Das Excretionsorgan von Aulostomum und Hirudo möchte ich somit als aus einem fortlaufenden Canalsystem bestehend schildern, dessen Lumina anfangs verästelte, dann einfache Durchbohrungen von Drüsenzellen sind und schliesslich, innerhalb der ein dickes Rohr darstellenden Zellencomplexe mit einfacher und verästelter Durchbohrung von einer Wandung begrenzt werden, deren Zellen wie Endothelien gruppirt sind.

Schlussbemerkungen.

Die zu Anfang aufgestellten Fragen werden wir nunmehr in folgender Weise beantworten können: Von dem feinsten Lumen der verästelt durchbohrten Zellen bis zu dem weitesten Lumen in dem nach aussen führenden Gang ist ein continuirlicher Zusammenhang derart hergestellt, dass mit der zunehmenden Weite der Lumina eine Vereinfachung in der Verästelung derselben und eine Verminderung der Zellsubstanz eintritt. Der Grad der Verästelung und Windung der Lumina wird stufenweise von Clepsine und Nephelis zu Aulostomum und Hirudo gesteigert.

Versucht man eine Parallelisirung mit dem von Gegenbaur[1]) beschriebenen Excretionsorgan des Lumbricus, so möchte sich dieselbe folgendermassen gestalten: Der glashelle Anfangstheil des Organes von Lumbricus (l. c. Taf. XII, Fig. 1 g, f''', f'', f', f, e''', e'', e') parallelisirt sich mit den den Anfang des Systems bei Aulostomum darstellenden verästelt und einfach durchbohrten Zellen, während der zur Blase führende Centralcanal des Aulostomum dem dickwandigeren nach aussen führenden Theile des Lumbricus (b, b', b'', b''', b'''', e, d, d', d'') verglichen werden kann. Der Bogen der Schleife C des Lumbricus ist dem Höhepunkt[2]) des

1) Zeitschrift für wissenschaftl. Zoologie. Bd. IV, 1853.

2) „Hoch" bezeichnet parallel der Längsachse der Thiere die Richtung nach dem Munde hin.



Theiles A in a' bei Aulostomum zu parallelisiren. Die Umschlagsstelle der Schleife C (bei Lumbr.) liegt in Fig. 10 an der Vereinigungsstelle der Abschnitte B und C. E bei Aulostomum ist analog b—b'' bei Lumbr.; der durch das System der verästelt und einfach durchbohrten Zellen ziehende weite Centralcanal (bei Aul.) ist = b', b'', b''', b'''' bei Lumbr. Wie sich auf der Höhe von A (bei Aul.) der Centralcanal plötzlich verengt, so entsteht bei Lumbricus aus der Ampulle c der schwächere Canal d, d', d'', d''', der bei e in den glashellen Theil übergeht. Bei Aulostomum tritt nun der Uebergang in das andere System noch nicht an der e (bei Lumbr.) entsprechenden Stelle b' ein, sondern, noch als Centralcanal (entsprechend e', e'', e''') durch B gehend und an C in D vorbeiziehend, läuft derselbe durch A, bis er sich bei a' (entsprechend f bei Lumbr.) umschlägt, als System der einfach durchbohrten Zellen rückläufig wird und an der dem Bogen von C (bei Lumbr.) entsprechenden Vereinigungsstelle von B und C seine Umbildung zu dem Theil der verästelt durchbohrten Zellen erfährt, die mit den einfach durchbohrten zusammengenommen dem Canale f', f'', f''' bei Lumbricus analog sind. Das blinde Ende F parallelisirt sich dann mit g und h (bei Lumbr.).

Die Grösse des Abschnittes D nimmt von Clepsine und Nephelis bis zu Aulostomum und zu Hirudo stufenweise ab. Bei Lumbricus ist seine Ausschaltung ganz verloren gegangen. Aus dem System der verästelt durchbohrten Zellen ist bei Lumbricus ein aus einfach durchbohrten Zellen bestehender Canal geworden. Die Umhüllung des Centralcanales mit durchbohrten Zellen ist damit aufgegeben und die Canäle laufen gesondert neben einander.

Das Studium der Entwickelung der Schleifencanäle bei den einzelnen Species wird gewiss eine noch grössere Uebereinstimmung in dem Grundplan des Excretionsorganes ergeben, und das Fehlen des Wimpertrichters bei gewissen Arten in derselben Weise als eine Rückbildung nachweisen, wie es bei den Nierenorganen höherer Thiere der Fall ist.

Zum Schlusse spreche ich den Herren Proff. Freiherrn von la Valette St. George und Nussbaum aufrichtigen Dank aus, für die wohlwollende Unterstützung, mit der sie diese Arbeit gefördert haben.

Erklärung der Abbildungeh auf Tafel I.

Fig. 1—9. Clepsine complanata.

Fig. 1. Schema des Excretionsorganes.

Fig. 2. Mit dem Wimpertrichter in Verbindung stehende grosse Zellen des Theiles F; durch Salpetersäure isolirt.

Fig. 3. Durchschnitt durch dieselben; in Alcohol gehärtet und mit Hämatoxylin gefärbt.

Fig. 4. Zellen aus D (Salpetersäure).

Fig. 5. Zellen der Strecke b'—a' (Salpetersäure).

Fig. 6. Schematischer Durchschnitt durch A.

Fig. 7 und 8. Ausführungsgang E (Salpetersäure).

Fig. 9. Verästelt durchbohrte Zellen (Alcohol und Hämatoxylin).

Fig. 10—14. Aulostomum gulo.

Fig. 10. Schema des Excretionsorganes.

Fig. 11. Durchschnitt durch C (Alcohol und Hämatoxylin).

Fig. 12. Verästelt durchbohrte Zellen (frisch in Jodserum).

Fig. 13. Einfach durchbohrte Zellen (Salpetersäure) mit schematischem Querschnitt durch die von ihnen umgebenen Centrallumina.

Fig. 14. Theil von b'—a' (frisch in Jodserum).

Fig. 15 und 16. Hirudo medicinalis.

Fig. 15. Berührungsstellen von C und A (Alcohol und Glycerin.)

Fig. 16. Verästelt durchbohrte Zellen mit den Gefässverzweigungen (Alcohol und Glycerin).

Fig. 17 und 18. Clepsine bioculata.

Fig. 17. Excretionsorgan (auseinandergelegt).

Fig. 18. Innere Mündung des Excretionsorganes (Salpetersäure).

Fig. 19—21. Nephelis vulgaris.

Fig. 19. Excretionsorgan (auseinandergelegt).

Fig. 20. Zellen aus b'—a'.

Fig. 21. Verästelt und einfach durchbohrte Zellen.

NB. Die Buchstaben in Fig. 1, 10, 15, 17 und 19 bezeichnen homologe Abschnitte des Excretionsorganes der verschiedenen Hirudineen.

Die Entwicklung des Lungenepithels beim menschlichen Fötus und der Einfluss der Athmung auf dasselbe.

Von

Dr. Nicolai Jalan de la Croix,
Assistent am pathologischen Institut zu Dorpat.

Hierzu Tafel II.

Der langjährige Streit über das Vorhandensein oder den Mangel eines Epithels der Lungenalveolen, welcher am Anfange der 40er Jahre zuerst zwischen Addison und Rainey sich erhob, konnte schon durch die Untersuchungen von Eberth, Hertz und J. Arnold als im ersteren Sinne entschieden betrachtet werden. Die Beschaffenheit dieses Alveolenepithels wurde dann durch die Untersuchungen von Eberth und besonders seines Schülers Elenz, an die sich bald andere Arbeiten, wie namentlich diejenige von F. E. Schulze anschlossen, für die ganze Reihe der Wirbelthiere genauer festgestellt, und endlich durch die im vorigen Jahre erschienene letzte Arbeit über diesen Gegenstand von A. Kölliker auf mustergiltige Weise auch für den erwachsenen Menschen nachgewiesen. Dennoch ist diese Frage damit noch nicht vollständig abgethan, da das Lungenepithel des menschlichen Fötus nicht genau bekannt ist, und das Verhalten desselben nach eingetretener Athmung noch bis in die letzte Zeit zu Controversen Veranlassung gegeben hat.

Durch Kölliker[1]) wissen wir nun, dass in allen grösseren Luftwegen des erwachsenen Menschen bis zum Durchmesser derselben von 0,4—0,5 mm das Epithel aus mehrfachen Zellenlagen besteht, von denen jedoch nicht alle die ganze Dicke des Epithels durchlaufen. Die auf der Mucosa aufsitzende tiefste Lage nennt

1) Zur Kenntniss des Baues der Lunge des Menschen. Würzburg 1881.

er Basalzellen, die folgende Ersatzzellen, und die oberflächlichste Hauptzellen, die ihrerseits aus Flimmer- und aus Becherzellen bestehen.

Nach Kölliker folgen dann die respiratorischen Bronchiolen, die in ihrem centralen Abschnitt, der unmittelbaren Fortsetzung der kleinsten ächten Bronchien, mit gleichmässigem cylindrischem Flimmerepithel ausgekleidet sind, in ihrem peripherischen Abschnitt jedoch zweierlei Epithel besitzen, einmal Cylinder- oder kleinere Pflasterzellen und zweitens grosse polygonale Platten (Bronchiolen mit gemischtem oder doppeltem Epithel). Beide Formen dieser respir. Bronchiolen tragen wandständige kleine Alveolen, die, im oberen Abschnitt noch spärlich an Zahl, Hand in Hand mit der fortschreitenden Umwandlung des früheren Bronchialepithels zahlreicher werden, 0,03—0,09 mm gross, rund oder länglich rund im Umkreise sind, und sich in keiner Weise von den ächten Alveolen der kleinen Lungenläppchen unterscheiden, indem sie das gleiche sofort zu beschreibende Epithel, wie diese, tragen.

Hat sich in dem ganzen Umkreise eines Bronchiolus respiratorius ein respiratorisches Epithel gebildet und sind zugleich die wandständigen Alveolen sehr zahlreich geworden, so sind die Alveolengänge entstanden, welche zu mehreren an die Bronchioli respiratorii sich anschliessen. In diesen Gängen sind in ihren Anfängen die Nester der kleinen Pflasterzellen noch etwas grösser, bald jedoch lösen sich dieselben so auf, dass die Auskleidung der Alveolengänge überall, an den noch selbstständigen Stellen ihrer Wand ebenso wie in den ansitzenden Alveolen dieselbe ist und zwar aus typischem respiratorischem Epithel besteht, nämlich aus kleinen, kernhaltigen, rundlich polygonalen Pflasterzellen mit Protoplasma von 7—15 μ Durchmesser, die in den Maschen der Capillaren ihren Sitz haben, und zweitens grossen, mannigfach geformten, anscheinend kernlosen, ganz dünnen Platten von 22—45 μ Durchmesser, die auf den Blutgefässen liegen, aber auch in die Maschen derselben sich erstrecken können. Die Dicke dieser Platten soll sich an versilberten, mit Essigsäure behandelten Lungen direct zur Anschauung bringen lassen und wird durch eine einfache zarte Linie dargestellt, während diejenige der kleinen Pflasterzellen leicht messbar ist und die Hälfte oder ein Dritttheil ihrer Breite beträgt (l. c. p. 23). Als Mittelwerthe werden

dann noch angegeben für die respir. Bronchiolen mit cylindrischem Flimmerepithel die Länge zu 2,65 und die Weite zu 0,46 mm; für die respir. Bronchiolen mit zweierlei Epithel die Länge zu 1,56, ihre Weite zu 0,37 mm; für die Alveolargänge schliesslich die Länge zu 1,27 und die Breite zu 0,27 mm.

Soweit Kölliker über das Lungenepithel des erwachsenen Menschen, womit die Angaben der oben genannten Autoren über das Lungenepithel der übrigen Wirbelthiere auf die befriedigendste Weise auch für den Menschen ergänzt worden. Diese Resultate der Untersuchungen Köllikers können mit um so mehr Recht als endgiltige angesehen werden, als sie von vollständig frischen Lungen gewonnen worden, und zweitens die Angaben einer Reihe älterer Autoren erklären, welche, da man zur Zeit ihrer Veröffentlichungen die vorzügliche Verwendbarkeit des Silbernitrats zum Nachweise des Lungenepithels noch nicht kannte, natürlich die dünnen Epithelplatten nicht hatten sehen können, und daher für ein discontinuirliches Pflasterepithel in den Lungen des erwachsenen Menschen mit mehr weniger grossen Lücken zwischen den einzelnen Epithelzellen oder zwischen Gruppen der letzteren eintraten[1]).

Diese Angaben über ein unterbrochenes Pflasterepithel in den Lungenalveolen des Erwachsenen, welches wohl als identisch angesehen werden muss mit den von Kölliker beschriebenen Inseln von Pflasterzellen zwischen den dünnen Epithelplatten, hatten bekanntlich einige Läugner des Lungenepithels, wie Rainey, Todd and Bowmann und Munk veranlasst, ihren Gegnern vorzuwerfen, sie hätten Durchschnitte von in die Alveolen vorspringenden Capillargefässen für Epithelzellen angesehen; doch sind diese Einwürfe schon so häufig und gründlich zurückgewiesen worden, dass sie hier wohl nicht weiter berücksichtigt zu werden brauchen.

---

1) Vergl. in dieser Beziehung H. Cramer, De penit. pulm. hom. struct. Dissertation 1847. pag. 22. — F. C. Donders, Physiologie des Menschen. 1856. Bd. 1. pag. 351. — Radclyffe Hall, The brit. and for. medico-chir. review. Vol. XX. 1857. pag. 208 und Fig. 34. — J. Arnold, Virch. Arch. 1863. Bd. 27. pag. 397 u. Bd. 28. pag. 438. — H. Luschka, Anatomie des Menschen. 1863. Bd. I. Abth. 2. pag. 313. — C. O. Weber, Virchow's Arch. 1864. Bd. 29. p. 178. — Th. v. Hessling, Grundzüge der Gewebelehre des Menschen. 1866. pag. 262. — H. Frey, Handb. der Histol. und Histoch. 2. Aufl. 1867. p. 508.

Während nun die Beschaffenheit des Lungenepithels beim erwachsenen Menschen durch die Untersuchungen von Kölliker vollständig aufgeklärt erscheint, lässt sich ein Gleiches von der Entwicklung desselben während des Embryonallebens und den Ursachen, welche die so ungewöhnliche Form des Lungenepithels beim Erwachsenen bedingen, durchaus nicht sagen. Gelegentlich einer Arbeit über eine specifische Lungenerkrankung des Neugeborenen, deren Veröffentlichung ich mir vorbehalte, sah ich mich daher genöthigt, da ich brauchbare Angaben über das Alveolenepithel der ausgetragenen menschlichen Frucht in der Literatur nicht finden konnte, normale menschliche Lungen dieses Entwicklungsstadiums in den Bereich meiner Untersuchungen zu ziehen, an die sich dann bald Lungen anderer Stadien anschlossen.

Durch meine Präparate glaube ich im Stande zu sein, einen vollständigen Einblick in die successive Entwicklung des späteren Alveolenepithels der menschlichen Lunge darzubieten und will ich daher meine Beobachtungen im Nachfolgenden mittheilen. Dabei soll die für die Fötalperiode der Menschenlunge im Ganzen nicht sehr umfangreiche Literatur, soweit erforderlich, berücksichtigt werden, theils um auf meine abweichenden Resultate besonders aufmerksam zu machen, theils um für solche Stadien, wo sich Lücken in meiner Serie von Präparaten befinden, den Ueberblick zu vermitteln. Zum Schluss soll das Lungenepithel des ausgetragenen menschlichen Fötus, von dem bisher keine einzige eingehende Mittheilung vorliegt, einer genaueren Betrachtung gewürdigt und der Einfluss der Respiration auf das Zustandekommen der complicirteren Epithelformen der Lunge des Erwachsenen an der Hand von Präparaten aus der Lunge eines 7 Tage alten Kindes besprochen werden.

Bekanntlich entwickelt sich die Lunge mit ihren Ausführungsgängen sowohl beim Hühnchen als bei den Säugethieren in einer sehr frühen Zeit, ungefähr gleichzeitig mit der Leber, als eine hohle Ausstülpung aus dem Vorderdarme, dicht hinter dem die Kiemenspalten zeigenden Abschnitte, an welcher beide primitiven Schichten des Darmes, die Darmfaserplatte und das Darmdrüsenblatt, sich betheiligen. Nach Karl Ernst von Baer's Angaben sollte die Anlage der Lungen eine paarige sein. Es sollten ursprünglich zwei kleine hohle Auftreibungen am Darme entstehen, die zu kleinen Säckchen würden, allmählich einander näher rückten

und dadurch schliesslich ein mittleres Verbindungsstück bekämen, das zur Trachea werde. Diese Anschauung wurde bis vor Kurzem von vielen Autoren getheilt. Auch Kölliker (Entwicklungsgesch. 2. Aufl. 1879. p. 296) glaubte noch in dem im Jahre 1876 herausgegebenen ersten Hauptabschnitte seines Werkes einer paarigen Lungenanlage beipflichten zu können, indem er irrthümlicher Weise zwei Ausbuchtungen des Vorderdarmes in der Nähe der vorderen Darmpforte eines Kaninchenembryo von 10 Tagen dafür angesehen hatte (vergl. seine Fig. 215 und 216). Dagegen machten Remak und ausdrücklicher noch A. Seessel darauf aufmerksam, dass beim Hühnchen dem Stadium, welches v. Baer als das erste beschrieben, noch ein anderes vorausgehe, in welchem die Lunge eine einfache hohle Auftreibung der vorderen Wand des Anfangsdarmes darstelle, welches Stadium im Laufe des 3. Bebrütungstages zur Beobachtung gelange. Auch Kölliker hat sich seither überzeugt, dass die von ihm früher beschriebenen Aussackungen die Bedeutung der Lungenanlage nicht besitzen, sondern dass letztere weiter proximalwärts zu suchen ist. In dem zweiten Theile seiner Entwicklungsgeschichte gibt er auf Seite 859 die Abbildungen einer Serie von Schnitten durch den Vorderdarm und die Lungenanlage eines Kaninchenembryo vom Beginne des 12. Tages, denen zufolge er auch für das Kaninchen die erste Anlage der Lungen als eine unpaare bezeichnet.

Die allererste Anlage der Lungen habe ich freilich selbst zu beobachten auch nicht die Gelegenheit gehabt. Aus einem jedoch nur erst wenig vorgeschrittenen Stadium glaube ich aber gleichfalls den Schluss ziehen zu dürfen, dass die Lungenanlage ursprünglich eine unpaare ist. Ich theile die Untersuchungsresultate dieses Präparates übrigens nur deshalb mit, weil dieselben uns zugleich über die Beschaffenheit des Epithels der ersten Lungenanlage aufklären sollen.

Es handelt sich um einen Rinderembryo, bei dem die Entfernung der hervorragendsten Puncte der Kopfkrümmung bis zur Nackenkrümmung 5 mm, diejenige der Nackenkrümmung bis zur Schwanzkrümmung 9,75 mm und diejenige der leistenförmigen Extremitätenanlagen von einander 7,5 mm betrug. Ich verdanke denselben meinem Lehrer, Herrn Professor E. Rosenberg, von dem ich ihn nach vorausgegangener Chromsäure- und Alcoholerhärtung erhielt. Nachdem ich den Embryo in ausgefaulter, wässeriger

Carminlösung gefärbt, durchschnitt ich ihn gleich unterhalb der oberen Extremitätenanlage und bettete beide Hälften nach abermaliger Erhärtung in Alcohol gesondert in Paraffinmasse ein. Die obere Körperhälfte zerlegte ich darauf vom distalen Ende aus vermittelst des Long'schen Microtoms in Serienschnitte von $^1/_{50}$ mm Dicke. Der unterste Lungenabschnitt stellte sich in einer ungefähr der Mitte der oberen Extremitätenanlage entsprechenden Höhe in Form einer beiderseitigen leichten Verdickung des das untere Ende des Oesophagus bildenden Antheiles der Darmfaserplatte dar. Einige Schnitte, circa $^1/_4$ mm, weiter aufwärts haben diese seitlichen Verdickungen schon eine deutlich kolbenförmige Gestalt angenommen, und findet sich bereits in der rechten das unterste Ende einer Epithelialblase angeschnitten. Circa 0,1 mm weiter proximalwärts hat sich dann auch in der linken kolbenförmigen Verdickung das unterste Ende einer zweiten Epithelialblase eingestellt, an welcher ebenso wie an der rechten noch keinerlei weitere Verästelung vorhanden ist. Auf diesem Schnitte ist der der Lungenanlage zukommende Antheil der Darmfaserplatte schon weiter medianwärts von demjenigen des Oesophagus getrennt, während er noch in grösserer Ausdehnung mit dem die vorn anliegende Leber umhüllenden Antheile verschmolzen erscheint, und misst jeder der durch denselben gebildeten kolbenförmigen Vorsprünge von der Medianlinie bis zum lateralen Zipfel 0,6375 mm, während ihr Diameter antero-posterior 0,391 mm beträgt. Indem die in ihrem untersten Abschnitte an den einander nächstgelegenen Puncten 0,6 mm von einander abstehenden verhältnissmässig sehr geräumigen, noch unverzweigten, beiden Epithelialblasen jetzt schräg nach oben und zugleich medianwärts aufsteigen, nähern sie sich, sich dabei verjüngend, immer mehr, um schliesslich in eine schmale, quergestellte Spalte zusammenzufliessen und in einem 0,33 mm proximalwärts vom ersten Auftreten der rechten Epithelialblase gelegenen Schnitte in eine enge, auf dem Querschnitte fast kreisförmige Epithelialröhre, diejenige der späteren Trachea, überzugehen. Diese Epithelröhre setzt sich dann, anfangs 0,204 oben 0,1445 mm von der auf dem Querschnitt gleichfalls kreisrunden, jedoch noch etwas engeren Epithelialröhre des Oesophagus entfernt, also fast parallel mit derselben, in einem Verlaufe von 1,2 mm in gleichförmiger Beschaffenheit proximalwärts fort. Hierauf nimmt sie die Gestalt einer länglichen, seitlich comprimirten, sagittal

gestellten Spalte an (Anlage des Kehlkopfes), um dann, wiederum 0,36 mm weiter nach aufwärts in ihrem dorsalen Abschnitte mit der seit dem Auftreten der Kehlkopfanlage in eine quergestellte Spalte übergegangenen Epithelialröhre des Oesophagus in Communication zu treten. Noch weitere 0,28 mm proximalwärts verliert sie sich dann auch mit ihrem ventralen Abschnitte in einen mittlerweile bedeutend erweiterten Hohlraum, der eine rautenförmige Gestalt angenommen hat (den distalen Theil des Schlundkopfes).

Ziehen wir in Betracht, dass in diesem Stadium der unpaare Antheil des Epithelialrohres des Respirationssystems (Kehlkopf und Trachea) eine Gesammtlänge von mindestens 1,56 mm besitzt, während die eigentliche Lungenanlage in Gestalt der beiden sich seitlich vom unteren Ende der Trachea zur Bildung der späteren Hauptbronchien abzweigenden Epithelialblasen nur 0,33 mm beträgt, so ist es schwer, sich die erste Anlage der Lungen anders als unpaar vorzustellen. Man müsste dann bei Annahme einer paarigen Anlage zugleich zugeben wollen, dass die beiden Epithelialblasen, die ja durch ihr weiteres Wachsthum und ihre immer fortschreitende Theilung und Knospenbildung den Aufbau der gesammten Lungen bewerkstelligen müssen, gleich nach ihrem Entstehen so lange im Ruhezustande beharren, bis die in unserem Falle fünf mal längere Anlage der Trachea und des Kehlkopfes zu Stande gekommen, mag man sich nun die letzteren mit Remak gewissermassen aus der Speiseröhre hervorgezogen oder mit Kölliker durch eine von hinten nach vorne fortschreitende Lostrennung der Luftröhren- und Kehlkopfanlage von derjenigen des Oesophagus entstanden denken. Ein solcher Stillstand einer Anlage wäre jedoch zu einer Zeit, wo sämmtliche bleibenden Organe im rapidesten Wachsthume und der schnellsten Differenzirung begriffen sind, zum Mindesten sehr auffallend.

Ich will nicht versäumen, den Kehlkopf als nicht in den Rahmen dieser Arbeit gehörig bei Seite lassend, einige Maasse von den Durchmessern der Epithelialröhren der Trachea und des hinter derselben gelegenen Abschnittes des Oesophagus, sowie der von der Trachea abgezweigten beiden Epithelialblasen (der späteren Hauptbronchien) hinzuzufügen, welche Organe, da sie alle auf dem Querschnitt fast kreisförmig erschienen, nur in einer Richtung gemessen zu werden brauchten. Es betrug

der Durchmesser der Epithelialröhre des Oesophagus 0,1105 mm;
ihr Lumen 0,0170 „
„ „ „ „ der Trachea 0,1190 „
ihr Lumen 0,0340 „
„ „ „ Epithelialblasen (der Hauptbronchien) 0,1955 „
ihr Lumen 0,1105 „

Ferner betrug die Dicke der Epithelauskleidung sowohl des Oesophagus wie auch der Trachea je 0,0325 mm, während diejenige der beiden blasenförmigen Lungenanlagen selbst 0,035 und an der Kuppe der Blasen 0,0475 mm betrug. Diese Epithelauskleidung ist in allen den genannten Theilen mehrschichtig. Im Oesophagus und der Trachea besteht sie aus einer das Lumen begrenzenden Lage von cubischen bis niedrig cylinderförmigen Zellen von 0,015—0,0175 mm Höhe mit grossen rundlichen oder ovalen Kernen, unter welcher sich noch eine zweite Lage etwas kleinerer polyedrischer Zellen findet, die auch etwas kleinere Kerne besitzen, und zu welcher sich im untersten Abschnitte der Trachea noch eine dritte ähnlich gestaltete Lage gesellt. In den beiden die erste Lungenanlage bildenden Epithelialblasen besteht jedoch die Epitheldecke an der das weitere Wachsthum hauptsächlich bewerkstelligenden Kuppe sogar aus vier über einander liegenden Zellschichten (s. Fig. 1.). Letztere sind vorherrschend so angeordnet, dass zwischen die zur Peripherie hin auseinander tretenden Enden der hier schon deutlich cylindrischen oder wenigstens prismatischen, das Lumen direct begrenzenden Zellen, von denen die grössten eine Länge von 0,025, eine Breite von 0,015 mm, und grosse rundliche oder ovale Kerne von 0,0082—0,012 mm Durchmesser mit mehreren bis drei, ja zuweilen auch vier, dunkel contourirten Kernkörperchen besitzen, sich eine zweite Lage von fast ebenso langen prismatischen oder mehr kegelförmigen Zellen mit ihrem zugespitzten Ende hineingeschoben zeigt, während ihr in dem dickeren peripherischen Ende gelegener grosser Kern schon ausserhalb des Niveau's der oberflächlichsten Zellenlage sich befindet. Darunter liegen dann noch zwei Schichten polyedrischer Zellen von gleicher Beschaffenheit wie in dem untersten Abschnitte der Trachea. Die Epithelauskleidung der oberen Abschnitte dieser Epithelialblasen bildet dann den Uebergang zwischen den beiden zuletzt beschriebenen Localitäten.

Die dicke von der Darmfaserplatte abstammende Umhüllung

aller dieser genannten Theile besteht noch aus histologisch undifferenzirten, fast ganz gleichförmigen polyedrischen Embryonalzellen, von welchen sich nur eine umhüllende gegen das unterliegende Gewebe durch eine glänzende Linie abgegrenzte, 0,016 mm dicke Schicht in einfacher Reihe regelmässig aneinadergelagerter cubischer Zellen (das spätere Pleuraepithel) abhebt. Sie wird schon um diese Zeit von einzelnen bis 0,075 mm breiten, mit grossen kernhaltigen Blutkörperchen gefüllten Lücken durchzogen, der ersten Anlage der Lungengefässe.

Wir haben die erste Anlage der Lunge, da ein so frühes Stadium menschlicher Embryonen mir nicht zu Gebote stand, nach Erfahrungen betrachtet, die am Hühnchen und den Embryonen verschiedener Säugethiere gesammelt worden sind; doch ist vorauszusetzen, dass es sich beim Menschen nicht wesentlich anders verhalten wird. Indem wir uns im Folgenden ausschliesslich dem Verhalten der embryonalen Lunge des Menschen und namentlich des Epithels derselben zuwenden, wollen wir uns für die beiden ersten Embryonalmonate infolge Mangels eigener Untersuchungsobjecte nach den in der Literatur vorfindlichen Mittheilungen umsehen.

So sehen wir, dass Coste[1]) bei einem menschlichen Embryo von 25—28 Tagen die Lungen als zwei kleine, birnförmige, mit einer einfachen Höhlung versehene Säckchen schildert, welche durch einen kürzeren Gang in das Ende des Schlundes mündeten. Kölliker (Entwickelungsgesch. p. 862) bestätigt die Angabe von Coste durch eine Beobachtung an einem vier Wochen alten Embryo. Die Länge der Lungen betrug 0,72 mm und ihre Breite 0,40 mm. Die Anlage der Luftröhre soll von der Speiseröhre noch nicht vollkommen abgeschnürt gewesen sein. Die zwei sackförmigen Lungen selbst hätten wie eine vor dem untersten Ende der Speiseröhre gelegene Erhebung dargestellt, die mit ihren nach hinten ragenden Enden auch die Seitentheile bedeckte und die Speiseröhre fast wie ein Sattel umgab. Weiter schildert darauf Kölliker die eigenthümliche Lage der Lungen zum Magen, dem Herzen, der Leber und den Wolff'schen Körpern, um dann be-

1) Histoire gén. et partic. du développement des corps organisées 1847—1859. Pl. III, a.

züglich auf den feineren Bau nur anzugeben, dass die gesammte Anlage des Respirationsorganes aus einer unverhältnissmässig dicken Faserhaut, die noch ganz aus Zellen zusammengesetzt erschien, und einem inneren dünneren Epithelialrohre bestand. Wie dieses Epithel jedoch beschaffen, ob es ein- oder mehrschichtig war, dessen wird in diesen Mittheilungen leider gar nicht erwähnt.

Von der weiteren Entwicklung der Lunge des Menschen theilt Kölliker dann mit, dass, während die Faserschicht fortwuchert, in der fünften Woche das innere Epithelialrohr hohle Aussackungen oder Knospen erzeugt, welche, rasch sich vermehrend, bald in jeder Lunge ein ganzes Bäumchen von hohlen Kanälen mit kolbig angeschwollenen Enden erzeugen, von welchen aus dann durch Bildung immer neuer und zahlreicherer hohler Knospen endlich das ganze respiratorische Höhlensystem geliefert wird. Hierbei ist seiner Meinung nach, der ich mich gleichfalls anschliessen möchte, das Epithelialrohr in erster Linie das Bestimmende und nicht, wie Boll annimmt, die Faserhaut und ihre Gefässe.

In der zweiten Hälfte des zweiten Monates hat nach Kölliker die Lunge eine Länge von 3,3—4,5 mm erreicht, sieht schon für das unbewaffnete Auge regelmässig körnig aus und soll man an der ganzen Oberfläche eine gewisse Zahl rundlicher Erhebungen von 0,36 mm erkennen, die er die primitiven Drüsenbläschen nennt, um Verwechslungen mit den späteren Luftzellen vorzubeugen. Jedes solches Bläschen ist nach ihm eine am Ende eines Bronchialästchens sitzende Erweiterung, hat innen ein Epithelialrohr mit länglichen Zellen (ein- oder mehrschichtig?) und um dasselbe herum eine aus rundlichen Zellen und sich entwickelnden Fasern bestehende dicke Hülle, welche jedoch nach aussen nicht scharf abgegrenzt ist, sondern durch ein ähnliches, nur minder dichtes Gewebe mit den entsprechenden Hüllen der benachbarten Drüsenbläschen zusammenhängt. Durchschnitte durch solche Lungen sollen ergeben, dass die primitiven Drüsenbläschen um diese Zeit einzig und allein an der Oberfläche der Lappen zu finden sind, während das Innere ganz und gar von den Bronchialröhren, dem umhüllenden Fasergewebe und den sich entwickelnden Gefässen eingenommen wird.

Für die folgenden Monate des Embryonallebens bin ich nun im Besitze eigener Präparate. Den jüngsten der mir zu Gebote stehenden menschlichen Embryonen, der eine Scheitel-Steissbeinlänge von 6½ cm hatte und also etwa der Mitte des dritten Monates

angehörte, verdanke ich meinem Collegen J. Meyer, Assistenten an der geburtshilflich-gynäkologischen Klinik hierselbst, der keine Mühe scheute, dieses und einige andere der später zu beschreibenden Untersuchungsobjecte in absolut frischem Zustande in meine Hände gelangen zu lassen. Der Embryo wurde von mir 20 Minuten nach stattgehabtem Aborte in eine saturirte Pikrinsäurelösung gethan und der Einwirkung dieser häufig erneuerten Lösung einige Monate ausgesetzt. Nachdem der Embryo alsdann in gradatim stärker concentrirtem Alcohol die überschüssige Pikrinsäure wieder von sich gegeben und eine genügende Härte erlangt hatte, wurden die einzelnen Organe behufs weiterer Untersuchung sorgfältig aus den Leibeshöhlen entfernt und der weiteren Behandlung mit absolutem Alcohol unterworfen.

Die Länge der linken Lunge betrug 1,38 cm, ihre Breite 0,95 cm; die Maasse der rechten Lunge waren um ein Geringes grösser. Die Theilung in die Hauptlappen war an der linken Lunge vollständig vorhanden. Die rechte Lunge war leider vor dem Einbetten derselben in Paraffinmasse nicht daraufhin betrachtet worden. Die Oberfläche dieser Lungen wird durch eine eben noch mit blossem Auge deutlich sichtbare feine netzförmige Zeichnung in kleinste Läppchen von 0,35—0,5 mm Durchmesser getheilt. In einem jeden solchen netzförmigen Bezirke oder Läppchen habe ich jedoch, anstatt dieselben, wie ich es eben von Kölliker mitgetheilt, für an der Lungenoberfläche vorspringende primitive Drüsenbläschen zu halten, schon mit blossem Auge und noch deutlicher bei Loupenvergrösserung je circa 7—11 kleinere punktförmige Erhabenheiten wahrnehmen können, die ich meinerseits für die primitiven Drüsenbläschen oder, wie ich sie lieber nennen will, für die Endbläschen der Bronchialröhren anzusprechen geneigt war. Diese Voraussetzung bestätigte sich vollkommen, als ich auf Schnitten von der nach vorausgeschickter Pikrocarminfärbung in Paraffin eingebetteten rechten Lunge, von denen vermittelst des Pagenstecher'schen Microtoms ein Theil parallel, der andere Theil senkrecht zum Verlauf der Bronchialröhren angefertigt worden, die Durchmesser der hart unter dem Pleuraüberzuge gelegenen Endbläschen mit dem ihnen zukommenden bindegewebigen Antheile zu 0,1—0,15 mm und im Mittel aus 15 Messungen zu 0,1275 mm bestimmt hatte. Damit soll jedoch nicht gesagt sein, dass der dem einen Endbläschen zukommende Antheil

des umhüllenden Gewebes von dem des Nachbarbläschens irgendwie deutlich abgrenzbar wäre, sondern sind die 0,065—0,12 mm und im Mittel aus 15 Messungen 0,085 breiten Epithelialblasen an den Randpartien der Lunge durch fast ebenso breite Züge eines gleichmässigen an stern- und hauptsächlich spindelförmigen Zellen reichen Bindegewebes von einander getrennt, welches letztere jetzt auch schon zahlreiche, sich in noch deutlich granulirte, den Carminfarbstoff lebhaft aufnehmende und noch wenig geschwungene Bindegewebsfasern umwandelnde Zellleiber aufweist. Dieselben ordnen sich, sich spitzwinklig kreuzend, in circulär die Endbläschen umhüllende Faserzüge. Dabei sind die hart unter den Epithelzellen verlaufenden Fasern schon mehr homogen und zugleich etwas verdichtet, doch möchte ich ihnen deshalb noch nicht die Bezeichnung einer Membrana propria zu Theil werden lassen. Die eben beschriebenen Endbläschen sitzen hauptsächlich an der Oberfläche der Lunge, leicht ampullenförmig erweitert, den noch stark spitzwinklig, häufig fast parallel mit einander verlaufenden Bronchialröhren auf, doch scheinen sie im Innern der Lunge um diese Zeit auch schon nicht mehr ganz zu fehlen.

Diese hohlen [1]) Endbläschen, die nur, wenn man genau ihre Kuppe auf dem Querschnitt getroffen, den Eindruck machen, als wären sie solide, werden von einer 0,015—0,02 mm dicken Wand eines zweischichtigen Epithels ausgekleidet. Die oberflächliche Schicht besteht aus cylindrischen oder prismatischen, häufig auch kegelförmigen Zellen von 0,0125—0,015 mm Länge, die einerseits mit ihrem durchschnittlich 0,0075 mm breiten Ende das Lumen des Endbläschens umgrenzen, andererseits manchmal auch noch

---

1) Hiermit soll die Anschauung Cadiat's (Journ. de l'anat. et de la physiol. T. XIII. 1877. p. 597—599) zurückgewiesen werden, welcher die im Wachsthume begriffenen Sprossen der Bronchien von Schafsembryonen von 4—12 cm Länge als solide Epithelwucherungen bezeichnet, und die seiner Ansicht nach in jenen Stadien bedeutend selteneren hohlen Endbläschen als Gebilde auffasst, die ihr Wachsthum bereits beendet haben. Wenigstens ist es mir in keinem Stadium der mir zu Gebote stehenden Lungen menschlicher Embryonen gelungen, solche Bilder zu entdecken, wie sie Cadiat auf Taf. XXXII. Fig. 1 d und e wiedergegeben hat, und auch die beiden ersten Lungenbläschen des Rinderembryo waren vollständig hohl, ja der Durchmesser ihres Hohlraumes war der grösste von mir an Lungenendbläschen überhaupt beobachtete.

mit einem dünn ausgezogenen Ende bis an die bindegewebige Umhüllung reichen. Unter derselben befindet sich eine zweite Schicht kleinerer polyedrischer Epithelzellen, die sich zwischen die zur Peripherie hin divergirenden Enden der ersteren hineinschmiegen und häufig von gestreckten Fortsätzen derselben seitlich umgeben werden (s. Fig. 2).

Der Hauptbronchus der rechten Lunge hat einschliesslich seiner Wandungen, in welchen ebenso wie in denjenigen der Hauptverzweigungen desselben schon deutlich die Anlagen von Knorpelringen zu erkennen sind, einen Durchmesser von 0,8925 mm, während das Lumen desselben 0,4675 mm beträgt. Die epitheliale Auskleidung der Hauptbronchien besitzt eine Dicke bis zu 0,0375 mm und besteht aus ähnlichen kegelförmigen oder prismatischen Zellen, wie in den Endbläschen, die jedoch von dem unterliegenden, hier schon mehr faserreichen Gewebe durch eine mehrschichtige Lage rundlich-polyedrischer Ersatzzellen getrennt ist. Nach abwärts zu in den allmählich sich verengenden fast geradlinig verlaufenden Bronchialröhren nimmt die Epitheldecke dann bis zu den Endbläschen gradatim an Höhe ab.

Was die Blutgefässe anlangt, so sieht man in diesem Stadium schon grössere Gefässstämme von circa 0,34 mm Durchmesser in den Hilus der Lunge eintreten. Dieselben lassen sich, allmählich enger werdend und in ziemlich weiten Abständen von einander bis 0,55 mm unter die Lungenoberfläche hin verfolgen, woselbst sie sich in 0,0375 mm breite Aeste auflösen, deren Verbleib ich nicht weiter habe verfolgen können. Von Capillargefässen habe ich an dem nicht injicirten Präparate jedenfalls noch nichts wahrnehmen können.

Das nächstfolgende Präparat stammt von einem menschlichen Fötus, dessen Scheitel-Steissbein-Länge $15^1/_4$ cm betrug, der also ungefähr der zweiten Hälfte des vierten Monates angehört. Die Organe waren noch frisch aus den Leibeshöhlen entfernt worden. Die Lungen wurden darauf in Pikrinsäure und Alcohol erhärtet, in toto mit ausgefaulter wässeriger Carminlösung gefärbt, und, nachdem sie in Paraffinmasse eingebettet, gleichfalls mit dem Microtom in Schnitte zerlegt.

Die Länge der rechten Lunge, an welcher der mittlere Lappen vom oberen durch eine von hinten nach vorn nur bis zur Hälfte seiner Länge vorhandene Spalte unvollständig abgetrennt war

betrug 2,28 cm, ihr grösster Tiefendurchmesser in der Höhe des mittleren Lappens ebenfalls 2,28 cm. An der Oberfläche konnte man ein feines Netzwerk von 0,5—0,75 mm Durchmesser wahrnehmen, welches durch gröbere Contouren in Läppchen von 1,0 bis 1,6 mm Durchmesser gruppirt war. Dem entsprechend sah man in diesem Stadium auf den Schnitten die ganze Lunge nicht nur an ihrer Oberfläche, sondern auch im Innern durch dünne Züge eines fibrillären Bindegewebes in auf dem Querschnitt unregelmässig viereckige oder sechseckig polygonale Felder von 1,0—1,6 mm Durchmesser getheilt. In einem jeden dieser Lungenläppchen bildeten, ebenso wie an der Lungenoberfläche selbst, die um diese Zeit schon mehr stumpfwinklig sich verzweigenden Bronchialröhren den Aussenflächen dieser Läppchen zugewandte und ca. 0,5—0,75 mm im Durchmesser haltende Gruppen von Endbläschen, welche das an der Lungenoberfläche geschilderte feinere Netzwerk bedingten. Dabei lagen die um diese Zeit nur noch 0,05—0,0925 mm und im Mittel aus 15 Messungen 0,075325 mm im Durchmesser haltenden Epithelialblasen schon bedeutend näher an einander gerückt als im vorhergehenden Stadium, und waren meistens nur durch 0,0125 mm breite an spindelförmigen Zellen noch ebenso wie früher sehr reiche Gewebszüge von einander getrennt, während die einzelnen Gruppen derselben durch breitere Züge eines gleichen Gewebes geschieden wurden. In Folge dessen mussten natürlich auch die Maasse für die Endbläschen sammt dem ihnen zukommenden Antheile des umhüllenden Gewebes geringer ausfallen als im vorhergehenden Präparate und betrugen dieselben 0,075—0,15 mm und im Mittel aus 15 Messungen 0,10425 mm. Aber auch die Dicke der epithelialen Auskleidung der Endbläschen hat schon abgenommen und konnte ich dieselbe zu ungefähr 0,016 (0,0125—0,0175) mm bestimmen. Letztere besteht um diese Zeit aus einem einschichtigen, hohen Cylinderepithel (s. Fig. 3), dessen Zellen eine Höhe von 0,015 und eine Breite von 0,0062 mm haben, und einen ovalen meistens den Längsaxen der Zellen parallel gerichteten bis 0,01 mm langen Kern besitzen. Ab und zu, namentlich an stark gewölbten Partien der Endbläschen, haben diese Zellen nicht reine Cylinderform, sondern eine mehr prismatische oder kegelförmige Gestalt.

Für die Art und Weise, wie in diesem Stadium die Bronchialkanäle und die Endbläschen sich verästeln, finde ich die von

Kölliker (Entwicklungsgesch. pag. 866, Fig. 530) gegebene Abbildung bedeutend zutreffender als für den dritten Monat, von dem sie herrühren soll, in welchem jedoch nach meinen Präparaten die Verzweigung der Bronchialröhren noch eine viel spitzwinkligere ist. Zur Vermeidung von Missverständnissen will ich ausdrücklich bemerken, dass meine Zeitbestimmungen stets nach Mondmonaten gemacht sind.

In Betreff einer Drüsenmembran kann ich von diesem Stadium nur dasselbe wie vom vorigen aussagen. Die Richtung der vorhin erwähnten, die ganze Lunge durchkreuzenden Bindegewebszüge ist von dem Verlaufe der Gefässe abhängig, wenigstens verlaufen in diesem Stadium alle etwas grösseren Gefässe in diesen Septis bis nahe an die Lungenoberfläche und geben nur ganz feine Aeste seitlich ins Lungengewebe selbst ab, während in dem erst beschriebenen Präparate wohl schon Gefässe, freilich in weiteren Abständen von einander, aber noch gar keine das Lungengewebe zu Läppchen absondernde Gewebszüge sichtbar waren.

Wenden wir uns nun zum dritten in meinem Besitze befindlichen Lungenpräparate. Dasselbe gehört einem menschlichen Fötus von 19 cm Scheitel-Steissbeinlänge an, stammt also ungefähr aus der Mitte des fünften Monates. Die Länge der rechten Lunge betrug 3,4, ihre Breite 3 cm. Die Theilung in die Hauptlappen war hier vollständig durchgeführt. An der Aussenfläche der Lungen konnte man schon etwas grössere, durch derbere Contouren umsäumte Felder von 1,2—2,0 mm Durchmesser wahrnehmen, die im Uebrigen eine gleichmässig körnige Oberfläche darboten. Die Lungen wurden auf dieselbe Weise wie im vorigen Falle zur Untersuchung vorbereitet. Als Farbstoffe dienten Carmin und Pikrokarmin. Daneben wurden auch einzelne Schnitte mit salpetersaurem Rosanilin gefärbt.

Auf den Schnitten sah man ebenso wie am vorigen Präparate, dass, entsprechend den eben erwähnten Feldern an der Oberfläche, das ganze Lungengewebe durch Bindegewebszüge, die jedoch schon breiter und von derberer, mehr fibrillärer Beschaffenheit waren als die im vorigen Präparate, in Läppchen von 1,2—2,0 mm getheilt war. Innerhalb dieser Züge von ausgesprochen bindegewebigem Character bestanden die Läppchen aus einer grösseren Anzahl von in ein noch immer sehr zellenreiches Gewebe eingelagerten, jetzt schon viel weniger spitzwinklig sich verzweigenden Epithelröhren

und den den letzteren an ihren den bindegewebigen Septis der Läppchen zugekehrten Enden aufsitzenden, doch auch häufig im Innern der Läppchen selbst von ihnen abgezweigten Endbläschen. Letztere hatten mit dem ihnen zukommenden Antheile des zellenreichen Gewebes in diesem Stadium nur noch einen Durchmesser von 0,0675—0,125 mm, der im Mittel aus 15 Messungen zu 0,0875 mm angenommen werden kann. Davon kommen auf die Durchmesser der Epithelialblasen selbst 0,0375—0,075 mm und im Mittel aus 15 Messungen 0,05 mm, während die Durchmesser des an spindelförmigen Zellen und an Kernen noch immer sehr reichen zwischenliegenden Bindegewebes, in welchem jedoch auch schon deutlich geschwungene Fasern sichtbar sind, um die Hälfte kleiner sind als diejenigen der Endbläschen selbst. Doch auch die Dicke der Epithelauskleidung hat in diesem Stadium in den Endbläschen noch weiter abgenommen. Sie betrug nur noch 0,01125 (0,01—0,0125) mm. Sie besteht, wie man sich an genügend dünnen Schnitten bei genauer Einstellung leicht überzeugen kann, ebenso wie im vorigen Stadium aus einer einfachen Schicht von Zellen, die jedoch gegenüber demselben an Höhe ab- und an Breite zugenommen haben und von wechselnder Gestalt sind, indem sie häufig als niedrige Cylinder erscheinen, durchschnittlich jedoch fast ebenso hoch wie breit sind und daher eine cubische Gestalt besitzen (s. Fig. 4). Die Durchmesser der einzelnen Epithelzellen betrugen 0,01—0,012 mm, diejenigen ihrer ovalen oder rundlichen Kerne 0,004—0,006 mm. An ihnen liess sich keine Spur von Flimmercilien wahrnehmen.

In diesem Stadium könnten die sprossenden Enden der Bronchialröhren anfangs schon eher irrthümlicher Weise als solide angesehen werden, da die Epithelialröhren überhaupt enger geworden und die gegenüber liegenden Epitheldecken daher einander näher gerückt sind. Bei genauerem Zusehen erkennt man jedoch deutlich in jeder solchen Sprosse ein wenn auch nur feines Lumen und dehnen sie sich beim weiteren Wachsthume zu fast rundlichen hohlen Bläschen aus. Dabei erscheinen sie anfangs als konische Verlängerungen der Bronchialröhren, denen sie nach vollendetem Wachsthume kolbig erweitert aufsitzen.

In den oben erwähnten die Läppchen von einander separirenden Zügen derberen Bindegewebes verlaufen die unterdessen colossal entwickelten Gefässe bis hart unter die faserreiche, stellen-

weise schon 0,1625 mm dicke Pleura, woselbst sie sich in feine Aeste vertheilen, welche ebenso wie ähnliche in ihrem ganzen Verlaufe abgegebene Aeste seitlich zur Ernährung der Bronchialröhren und Endbläschen abbiegen. Gewöhnlich sieht man auf Schnitten zwischen zwei auf dem Längsschnitte getroffenen Endbronchien und ihren Endbläschen je ein bis zwei feinster circa 0,0125 mm breiter Endgefässe vom Schnitte quer getroffen, die meist in ziemlich gleich weiten Abständen von den nächstgelegenen Epithelialwandungen sich befinden (s. Fig. 4).

Machen wir an dieser Stelle, wo meine Serie aufeinanderfolgender Stadien von Lungenpräparaten aus der ersten Hälfte des Fötallebens ihr Ende erreicht hat, einen Haltepunkt, um die bisherigen Resultate kurz zusammenzufassen. Wir sahen die Lunge auf die Weise sich entwickeln, dass die beiden hohlen Epithelialbläschen, die wir bei dem Rinderembryo antrafen, an ihren Enden immer weiter durch Bildung hohler Sprossen sich spitzwinklig theilten, wozu dann, nachdem anfangs dadurch eine grössere Summe von fast parallel mit einander verlaufenden Epithelialröhren gebildet worden, später noch gleiche seitlich von demselben heraussprossende bläschenförmige Gebilde hinzukamen, bis die Lungen schliesslich die Gestalt zweier baumförmig sich verästelnder zur Peripherie hin immer enger werdender Epithelialröhren angenommen, deren Ausläufer je mit einem leicht kolbig erweiterten Epithelialbläschen endeten. Dabei wurden, während die Summe der gebildeten Theile sich mehrte, die einzelnen Endbläschen mit jedem folgenden Stadium in allen ihren Bestandtheilen immer kleiner.

Es stimmt diese Beschreibung im Grossen und Ganzen mit der von Kölliker gegebenen überein, doch muss ich darauf aufmerksam machen, dass ich durch sorgfältig angestellte Messungen durchgängig bedeutend, fast um das dreifache, geringere Maasse als Kölliker erhalten habe. Ich fand die Durchmesser der Endbläschen sammt dem ihnen zukommenden Antheile des umhüllenden Gewebes im 3. Monat 0,1275 (0,1—0,15) mm lang; im 4. Monat 0,10425 (0,075—0,15) und im 5. Monat 0,0875 (0,0675—0,125) mm. Nach Kölliker dagegen (Entwicklungsgesch. p. 865) messen die primitiven Drüsenbläschen im 3. Monate zum Theil 0,45—0,54 mm, während allerdings einzelne auch nur 0,22, ja selbst nur 0,18 mm betragen sollen. Im 4. Monate messen dieselben nach ihm 0,18—0,27

und im Anfange des 5. Monats 0,09—0,13, höchstens 0,15 mm. Besser stimmt mit meinen Maassen eine Angabe von A. Ecker[1]), nach welchem die primitiven Lungenbläschen eines 4monatlichen menschlichen Embryo 0,062—0,1 mm betragen.

Für die Epithelialblasen selbst ohne umgebendes Gewebe gibt Kölliker im 3. Mon. die Durchmesser zu 0,13—0,22, im 5. Mon. zu 0,045 mm an.

Noch auffallender sind die Unterschiede in Bezug auf die Dicke der epithelialen Auskleidung dieser Endbläschen, die ich für den 3. Mon. zu 0,015—0,02 mm, für den 4. Mon. zu 0,016 (0,0125—0,0175) mm und für den 5. Mon. zu 0,01125 (0,01—0,0125) mm bestimmte, während nach Kölliker die epitheliale Wand des Drüsenbläschens im 3. Mon. eine Dicke von 0,056—0,067 mm und im 5. Mon. eine solche von 0,022—0,036 mm besitzen soll.

Am meisten Interesse verdient jedoch die Beschaffenheit dieses Epithels, von dessen Entwicklung ich zum ersten Male ein zusammenhängendes Bild für die menschliche Lunge darbieten kann. Die früheren Angaben über dasselbe sind sehr spärlich und grösstentheils sogar der Wirklichkeit widersprechend. Wenn wir mittheilen, dass Kölliker die epitheliale Auskleidung der primitiven Drüsenbläschen im dritten Monate aus mehrfachen Lagen länglicher Zellen bestehen lässt, dass C. O. Weber[2]) sie für den vierten Monat als klein, polygonal mit grossem Kerne und ganz dicht geschlossen liegend bezeichnet, und dass auch C. Schmidt[3]) gleichfalls von einem 4monatlichen menschlichen Fötus angibt, dass die Epithelzellen der Endbläschen mehr abgeplattet, polygonal oder unregelmässig ovoid sein sollen, mit einem dicken Kern, welcher einen grossen Theil der Zelle ausfüllt, welche Epithelzellen er in seiner Figur 10 noch in mehrfacher, bis dreifacher Schicht zeichnet, so brauchen wir auf das Abweichende in meinen Beobachtungen nicht besonders aufmerksam zu machen und haben damit doch fast Alles erschöpft, was sich über diesen Gegenstand in der Literatur vorfindet.

Die Handbücher der Gewebelehre machen meist nur ganz kurze Mittheilungen, fast immer ohne Angabe des betreffenden

---

1) Icones physiologicae. Leipzig 1854. Taf, X. Fig. 7—10.

2) Virch. Arch. 1864. Bd. 29. p. 178 und Taf. IV. Fig. 5.

3) De l'épithélium pulmonaire. Thése. Strasbourg 1866. p. 36.

Stadiums oder aus späteren Stadien, so dass sie für unseren Zweck nicht verwerthet werden können. So sollen nach Hessling (l. c. p. 262) und Frey (l. c. p. 508) die Lungenbläschen der Embryonen eine einfache zusammenhängende Epithelialbekleidung besitzen, die aus blassen, 0,005—0,007‴ grossen, polygonalen, gekernten Pflasterzellen besteht. Dieselbe stellt nach F. E. Schulze[1]) beim älteren (?) Fötus eine gleichmässige Schicht dicht aneinander liegender platter, 4—6eckiger Epithelzellen dar, deren jede eine Membran und einen körnigen Inhalt mit hellem, rundlichem Kerne besitzt, und ist nach Pouchet et Tourneux[2]) beim Fötus bis zur Geburt aus kleinen polygonalen Zellen von 10—15 μ zusammengesetzt. J. Orth (Cursus der Histol. 1881. p. 249) gibt mehr an, dass nämlich beim Fötus und selbst noch bei Neugeborenen die Alveolarzellen dicke, bei ganz jungen Früchten cylinderförmige, später plattenförmige Zellen seien. Leider gibt er jedoch nicht an, aus welcher Zeit des Fötallebens die von ihm in Fig. 85 mitgetheilte Zeichnung herstammt.

Wir werden später sehen, dass diese Angaben grösstentheils nicht unrichtig sind. Dennoch sind sie nicht im Stande, eine richtige Vorstellung von der Beschaffenheit des Lungenepithels beim Fötus zu erwecken, da dasselbe während seiner Entwicklung sich ununterbrochen verändert. Es können daher nur Mittheilungen mit genauer Angabe der Fötalperiode verwerthet werden. Ich will nicht versäumen hinzuzufügen, dass die einzige, sich mit meinen Beobachtungen vollständig deckende Mittheilung wiederum diejenige von Ecker ist, welcher angibt, dass die primitiven Lungenbläschen eines 4monatlichen menschlichen Embryo mit Cylinderepithelium ausgekleidet waren.

Kehren wir jedoch nun zu meinen eigenen Beobachtungen zurück. Wir sahen bei einem Rinderembryo von ca. 1 cm Länge die epitheliale Auskleidung der beiden ersten vom unteren Ende der Trachea sich schräg nach unten und aussen zur Bildung der Lungen abzweigenden Hohlbläschen aus mehrfachen Zellschichten zusammengesetzt. Das Lumen der Bläschen begrenzte zunächst eine Schicht hoher cylindrischer oder prismatischer Zellen, zwischen deren zur Peripherie hin auseinander tretenden Enden

1) In Stricker's Handbuch der Lehre von den Geweben. Bd. I. 1871. pag. 474.

2) Précis d'histologie humaine et d'histogénie. 2 édit. Paris 1878. p. 597.

sich eine zweite Schicht von fast ebenso langen, gleichfalls prismatischen oder mehr kegelförmigen Zellen mit zugespitzten Enden keilförmig hineingeschoben zeigte, deren in dem dickeren peripherischen Ende gelegener Kern jedoch ausserhalb des Bereiches der ersten Zellschicht lag. Darunter fanden sich dann noch ein bis zwei Schichten kleinerer polyedrischer Zellen, worauf dann erst die dicke von der Darmfaserplatte abstammende Umhüllung folgte.

In den Lungen eines menschlichen Embryo aus der Mitte des dritten Monates fanden wir die Endbläschen mit einem zweischichtigen Epithel ausgekleidet. Unter den cylindrischen oder prismatischen, häufig auch kegelförmigen Hauptzellen, die einerseits mit ziemlich gleich breiten Enden das Lumen des Endbläschens umgrenzen, andererseits manchmal auch noch mit einem dünn ausgezogenen Ende bis an die bindegewebige Umhüllung reichen, zeigte sich eine zweite Schicht kleinerer, polyedrischer Epithelzellen, die sich zwischen die zur Peripherie hin divergirenden Enden der ersteren hineinschmiegten und häufig von gestreckten Fortsätzen derselben seitlich umgeben wurden.

In den Lungen eines menschlichen Fötus vom Ende des vierten Monates bestand die epitheliale Auskleidung der Endbläschen nur noch aus einer einschichtigen Lage hoher Cylinderzellen, zwischen welchen sich vereinzelte Zellen von prismatischer oder kegelförmiger Gestalt befanden.

Die Endbläschen der Lungen eines 5monatlichen menschlichen Fötus endlich waren gleichfalls mit einschichtigem Epithel ausgekleidet, dessen Zellen jedoch gegenüber dem früheren Stadium an Höhe ab- und an Breite zugenommen hatten, so dass sie häufig noch als niedrige Cylinder erschienen, durchschnittlich jedoch fast ebenso hoch wie breit waren und daher eine cubische Gestalt besassen.

Wir entnehmen aus dieser Zusammenstellung eine deutliche Anschauung der Ausbreitungsweise des Epithels zu den Endbläschen bei dem fortschreitenden Wachsthume der Lungen in der ersten Hälfte des Fötallebens. Gleich bei der ersten Anlage ist dem Lungenepithel eine grosse Summe von Bildungselementen zur Disposition gestellt, die sich in der mehrfachen Schichtung äussert. Die fortschreitende rapide Ausbreitung desselben zur Peripherie hin zur Bildung immer neuer Endbläschen geht offenbar zum Theil so von Statten, dass sich allmählich einzelne Zellen der unteren

Schichten vergrössern, sich strecken und dadurch zwischen die cylinderförmigen Zellen der oberflächlichsten Schicht hineinrücken, deren Gestalt sie zugleich annehmen. Dieser Prozess geht so lange fort, bis, wie bei obigem menschlichen Fötus vom Ende des vierten Monates das Epithel der Endbläschen nur noch aus einer einzigen Schicht relativ schmaler und hoher Cylinderzellen besteht, worauf dieselben sich bei weiterem Wachsthume der Lungen und Bildung neuer Endbläschen erheblich verbreitern. Dass dieser Modus nicht der einzige und dass er nicht im Stande ist, die colossale Flächenausbreitung des Lungenepithels bei der enormen Vermehrung der Endbläschen zu erklären, sondern dass hierzu hauptsächlich eine Bildung neuer Zellen in Betracht kommen muss, ist selbstverständlich und habe ich in keinem meiner Präparate Bilder, die für Zellentheilung sprachen, vermisst. Diese beiden Momente gehen Hand in Hand und bewirken die später verschiedenartige Beschaffenheit des Epithels der Bronchialröhren und der Endbläschen von einander. In den Bronchien, als den ältesten Theilen der Lunge, die grösstentheils schon zu einer Zeit angelegt sind, wo auch die Endbläschen noch mehrschichtiges Epithel aufweisen, und deren Wachsthum ein gemässigteres Tempo besitzt, reicht die Bildung neuer Zellen aus zur Erhaltung der ursprünglichen Schichtung resp. zum Ersatz der aus der Tiefe sich in die oberflächlichste Schicht vorschiebenden Zellen, so dass wir in unseren Präparaten die Epitheldecke sämmtlicher etwas grösseren Bronchialröhren mehrschichtig fanden und auch die Bronchien der Lunge des erwachsenen Menschen bis zu einem Durchmesser von 0,4 mm nach Kölliker ein dreischichtiges Epithel besitzen. In den lavinenartig sich nach allen Seiten weiter ausbreitenden Endbläschen reicht jedoch offenbar die Bildung neuer Zellen bei der rapiden Flächenzunahme nicht mehr aus, und können die aus den tieferen in die oberflächlichste Schicht vorrückenden Zellen schliesslich nicht mehr genügend ersetzt werden. So kommt es denn endlich zu einem einschichtigen Epithel in den Lungenendbläschen. Weiterhin kann dann dieses Missverhältniss zwischen Flächenausbreitung des Epithels und Neubildung desselben nur dadurch ausgeglichen werden, dass die einzelnen Zellen an Volum zunehmen und sich namentlich in die Breite strecken. Dabei finden sich an der Kuppe der Endbläschen, wo das weitere Wachsthum eingeleitet wird, immer die kleinsten und schmalsten Zellen, das heisst,

dort geht die Neubildung von Zellen durch Theilung noch am rapidesten fort.

Man sieht, dass ich der von Kölliker[1]) aufgestellten Erklärung für den Modus des Wachsthums der Epithelialanlage in der Lunge, nämlich durch Vermehrung der Epithelialzellen in der Fläche, für die erste Zeit des Embryonallebens noch eine zweite hinzufügen musste, nämlich durch gleichzeitiges Hineinrücken von Zellen tieferer Schichten in die oberflächlichste.

Nachdem wir so ein Verständniss für die Bildung der primitiven Lungenbläschen und namentlich für den Entwicklungsgang des Epithels derselben gewonnen und dieselben bis in den fünften Monat hinein verfolgt haben, müssen wir leider für die zweite Hälfte des Fötallebens in Ermangelung eigener Präparate uns, um den Ueberblick zu vermitteln, darauf beschränken, zunächst einige Mittheilungen anderer Autoren, namentlich Köllikers, folgen zu lassen.

Im sechsten Monate des Fötallebens findet nach Kölliker die Bildung der bleibenden Alveolen und der Alveolengänge statt. Er schreibt darüber (Entwicklungsgesch. p. 867) folgendes: „Im sechsten Monate schreitet beim Menschen die Vermehrung der feineren Hohlräume der Lunge noch weiter fort und kann man nun die runden, nur noch 56—57 μ grossen und sehr dicht gelagerten Enden der feinsten Bronchien schon als Lungenbläschen bezeichnen, um so mehr als sie nun ein niedrigeres, eher pflasterförmig zu nennendes Epithel von 9—11 μ Dicke besitzen und auch zum Theil mit einander communiciren, was einfach daher rührt, dass nun die Sprossen der Drüsenbläschen nicht mehr vollständig von einander sich sondern. Bis jetzt folgte die Lunge ganz dem Typus einer gewöhnlichen traubenförmigen Drüse; auf einem gewissen Stadium angelangt, ändert sich jedoch dieser Typus und entstehen die eigenthümlichen kleinsten Lungenläppchen mit den innig vereinten und wie in einen gemeinschaftlichen Hohlraum einmündenden Drüsenbläschen, den Luftzellen, dadurch, dass

---

1) Mikroskopische Anatomie, II, 2. Leipzig 1854. p. 324.

ein Bronchialende mit den betreffenden endständigen Drüsenbläschen Knospen treibt, die nicht mehr (wie früher) von einander sich trennen und zu neuen gestielten Bläschen werden, sondern alle mit einander verbunden bleiben und später wie in einen gemeinsamen Binnenraum einmünden."

Nach Colberg[1]) findet gleichfalls das Uebergangsstadium aus den primitiven Lungenbläschen in die bleibenden Alveolen ungefähr zur Zeit des sechsten Monates statt. Der Epithelüberzug der Lungenbläschen besteht nach ihm um diese Zeit aus deutlichen, distincten, pflasterförmigen Zellen mit einem grossen Kern, der meist zwei Kernkörperchen enthält. Viele dieser Zellen liessen auch zwei Kerne erkennen und schienen zuweilen in Theilung begriffen. Colberg schildert dann eingehend an der Hand injicirter Präparate die Entwicklung der Capillaranastomosen, die bei einem 11 Zoll grossen Fötus schon über den Rand des Alveolus nach innen zu prominiren begonnen haben sollen, doch bemerkt er ausdrücklich, dass das Epithel überall über die prominirenden Capillaren hinwegging.

Ueber den siebenten Monat liessen sich in der Literatur keine Angaben finden. Den Befund bei einem 32 Wochen alten Fötus, dessen Lungen gleichfalls injicirt waren, theilt dann weiter Colberg (l. c. p. 456) mit: „An diesen Lungen ragten am Rande jedes Alveolus schon ganz so wie bei den vollständig ausgebildeten Lungen die bekannten Gefässschlingen hervor; die Capillaren waren viel enger, von Gefässneubildung, wie in dem zuvor betrachteten Stadium, nirgends mehr etwas zu bemerken. In Alveolen, die frei von abgestossenen Massen waren, ging über sämmtliche Gefässhervorragungen und die übrige Alveolenwand ein deutlicher, sich von den blau injicirten Gefässschlingen markirender, feiner, stellenweise mit schwach gelblichen glänzenden Körnchen erfüllter Ueberzug hinweg."

Schon früher[2]) hatte Colberg darzuthun gesucht, dass bei achtmonatlichen Föten das Epithel der Alveolen nicht mehr wie im 6. Monat aus distincten Pflasterepithelzellen bestände, sondern

---

1) Zur normalen und pathologischen Anat. der Lungen. Deutsch. Arch. für klin. Med. 1867. Bd. II. p. 455.

2) A. Colberg, Observationes de penitiore pulmonum structura. Halis. 1863.

ein Verschmelzen derselben stattgefunden habe. Auch mit der unterdessen eingeführten Höllensteinmethode, die bekanntlich nur bei ganz frischen Objecten brauchbar ist, hat er, wie er selbst annimmt, vielleicht aus Mangel an geeignetem, frischen Material, auch noch bis zu seiner zweiten oben erwähnten Veröffentlichung weder in den letzten Entwicklungsstadien, noch bei ausgebildeten menschlichen Lungen nach der Geburt distincte Epithelzellen an den Alveolen darstellen können.

Kölliker fand dagegen, wie er auf Seite 19 seiner letzten Arbeit über den Bau der Menschenlunge mittheilt, auch bei einem 8monatlichen menschlichen Embryo in den Lungenalveolen ein ganz gleichmässiges Pflasterepithel.

Aus den letzten Monaten des Fötallebens sind die Mittheilungen über das menschliche Lungenepithel vollends sehr kärglich. Eine gelegentliche Angabe stammt aus älterer Zeit von Virchow[1]), der in den Lungen von todtgeborenen menschlichen Föten ganz grosse, platte Pflasterepithelzellen sah, die vollkommen glatt, glashell, mit einem, seltener mit zwei, sehr distincten, verhältnissmässig kleinen, leicht granulirten Kernen versehen waren. Schon bei Neugeborenen und noch mehr bei Erwachsenen fand er sie meist kleiner, oft im Zusammenhang und dann polygon, stets durch einen molecularen Inhalt granulirt, mit einem deutlichen Kern.

Kölliker fährt in seiner Entwicklungsgeschichte (pag. 867) also fort: „Die Bildung der Luftzellen und kleinsten Läppchen, im sechsten Monate beginnend, kommt erst in den letzten Monaten der Schwangerschaft zu ihrer Vollendung, denn während die Luftzellen beim reifen Fötus kaum mehr betragen als im sechsten Monate und selbst in Lungen von Neugeborenen, die schon geathmet haben, nur 68—135 μ messen, nehmen die Läppchen selbst sehr bedeutend an Grösse zu. Wie das Wachsthum der Lunge nach der Geburt sich verhält, ist noch nicht untersucht, da jedoch die Lungenbläschen des Erwachsenen einen drei bis vier mal grösseren Durchmesser besitzen als die des reifen Embryo, so darf wohl angenommen werden, dass in der nachembryonalen Zeit keine neuen Luftbläschen mehr entstehen, vielmehr die ganze Volumenszunahme des Organes bis zur vollen Ausbildung des

1) In L. Traube's Beiträge zur exper. Pathol. und Physiol. Heft II. Berlin 1846. p. 82.

Körpers einzig und allein auf Rechnung des Wachsthumes der schon vorhandenen Elemente zu setzen ist." — Das Lungenepithel in allen diesen Stadien wird jedoch von Kölliker mit keinem Worte berührt.

Selbst Elenz[1]), der durch seine Untersuchungen des Lungenepithels von Amphibien, Reptilien und einer grösseren Reihe von Säugethieren so viel Licht in diese Frage gebracht, ist nicht im Stande gewesen, Angaben über die menschliche Lunge zu machen, da die Lungen von Erwachsenen und Neugeborenen, die er erhalten konnte, alle erst 36—48 Stunden nach dem Tode aus der Leiche entnommen, zum Theil auch pathologisch verändert (ödematös) waren, an denen die von ihm angewandte Silbermethode natürlich keine Resultate liefern konnte.

Cadiat (l. c. pag. 622) beschreibt sehr oberflächlich die Alveolen eines neugeborenen Kindes, von dem er nicht weiter angibt, ob es geathmet hat oder nicht. Die Wandungen sollen ausser der Gefässschicht von sehr breiten, abgeplatteten, unregelmässigen Epithelzellen mit grossen, ovoiden und granulirten Kernen gebildet sein. Die dazu gehörige Figur 5 ist etwas schematisch.

Fragen wir nach der Ursache, wie es hat kommen können, dass die Beschaffenheit des menschlichen Lungenepithels zu einer Lebensperiode unaufgeklärt geblieben ist, die gerade für die Lunge durch die in Folge der ersten Athmung plötzlich eingeleitete Function von einer Bedeutung ist, wie für kein zweites Organ, so glauben wir sie in mehreren Umständen suchen zu müssen. Erstens ist die in diesen Stadien leichte Loslösbarkeit dieser Epithelzellen von ihrer Unterlage in Betracht zu ziehen, die von allen Forschern einstimmig beobachtet worden. Dabei haben mehrere Autoren darauf aufmerksam gemacht, dass diese Zellen einige Zeit vor und nach der Geburt mit gelblichen glänzenden Körnchen erfüllt sind, welche unter scheinbar ganz normalen Verhältnissen vorkommende Erscheinung Virchow[2]) auf eine Fettmetamorphose zurückführte, während Colberg[3]) eine physiologische Schleimbildung dieser Epithelien als wahrscheinlich hinstellte. Ferner hatten gewiss

1) Ueber das Lungenepithel. Dissert. Würzburg 1864. pag. 10 und Würzb. naturw. Zeitschr. Bd. V. 1864. p. 76.

2) l. c. p. 82, ferner Virch. Arch. 1847. Bd. I. pag. 145 und ges. Abhandlungen p. 288.

3) Deutsch. Arch. f. klin. Med. 1867. Bd. II. p. 458—460.

einen grossen Einfluss auf das Misslingen dahin gerichteter Untersuchungen die von vielen Forschern angewandten gleichzeitigen Injectionen der Bronchien und Lungengefässe mit gefärbten Leimmassen. Dadurch mussten die einerseits in das Lumen der Alveolen hineinschauenden, andererseits hart auf den Capillaren sitzenden, leicht loslösbaren Epithelien gewiss aus der Lage gerückt, wenn nicht gar zerdrückt werden, da ein von der Seite des Alveolenhohlraumes auf ihnen lastender Druck stets abnorm und ein auf die Capillarwandungen durch Injection ausgeübter Druck nur schwer in normaler Höhe zu erhalten sein wird. Drittens glaube ich, haben die wechselnden Anschauungen über die Beschaffenheit des Lungenepithels des Erwachsenen die Kenntnissnahme dieser Uebergangszeit des Lungenepithels wesentlich aufgehalten, während man eigentlich hätte erwarten sollen, dass eine eingehendere Untersuchung dieser früheren Stadien dazu hätte beitragen müssen, die Streitfragen über das Alveolenepithel des Erwachsenen früher zu klären.

Zu einer Zeit, als man noch nicht im Stande war, ein Lungenepithel am Erwachsenen nachzuweisen und letzteres daher von Vielen geläugnet wurde, musste natürlich für das rechtzeitige Verschwinden des störenden, von den Embryologen in den ersten Stadien des Embryonallebens unzweifelhaft constatirten Lungenepithels gesorgt werden. So liess L. Mandl[1]) mit den Fortschritten der Entwicklung ganz richtig das Lungenepithel immer niedriger werden; der Art jedoch, dass im Moment der Geburt die Lungen Hohlräume darstellen sollten, die an ihrer Innenfläche nur von einer dünnen Schichte von Epithel bedeckt seien. Weiter sagte er dann vom Erwachsenen: Auf der der Luft zugekehrten Oberfläche habe er keine Spur eines hervorspringenden Epithels constatiren können. Die Alveolenwände beständen aus einer vollkommen durchsichtigen Membran, die übersäet sei von einer Menge von Körperchen, von denen die grössten 0,01 mm hätten. Das seien vielleicht die Kerne der (früheren) Epithelialzellen. — Bei dem angegebenen Durchmesser ist es aber viel wahrscheinlicher, dass die von Mandl für Kerne angesehenen Gebilde die heut zu Tage bekannten zwischen die Epithelplatten der Lungenalveolen des Erwachsenen eingestreuten Pflasterzellen waren.

1) Anatomie microscopique. T. II. Paris 1848—1857. p. 320, 326, 327.

Colberg (l. l. c c.) leitete, wie wir sahen, diese Metamorphose schon früher ein. Nach ihm wachsen die Epithelien der Lungenbläschen in der zweiten Hälfte des Fötallebens nur in die Breite, schmelzen später zusammen und stellen auf diese Weise noch vor der Geburt für immer eine ununterbrochene vollständige „Membrana epithelica“ dar, in welcher nur die Kerne der früher bestandenen Epithelzellen zu erkennen sein sollen.

Nachdem Eberth dann diesen meist in den Capillarmaschen gelegenen Gebilden wiederum zu dem Rechte von Zellen verholfen hatte, und in Folge dessen für ein unvollständiges Epithel in den Lungenalveolen erwachsener Säugethiere eingetreten war, glaubte er sich dasselbe durch eine theilweise Zerreissung des Epithels entstanden erklären zu müssen, die durch die mit dem Beginne der Athmung und der gleichzeitig erfolgenden stärkeren Füllung der Capillaren durch den vermehrten Lungenkreislauf bedeutend ausgedehnten Alveolen hervorgerufen werden sollte.

Als dann Elenz bei allen von ihm untersuchten Wirbelthieren ein vollständiges Lungenepithel nachgewiesen hatte, das bei den Amphibien gleichmässig, bei den Reptilien und Säugethieren dagegen ungleichmässig war, und bei letzteren aus in den Capillarmaschen liegenden Zellinseln und die Capillaren selbst bedeckenden grösseren, membranartigen, unregelmässigen Platten bestand, datirte er wiederum die Entstehung dieser Platten in das Fötalleben zurück. Bei Katzenembryonen will Elenz (l. c. pag. 11) gesehen haben, wie das früher gleichmässige Epithel sich im weiteren Verlauf so verändert, dass ein Theil der Zellen in die Breite wächst, die Zellen ihren Kern verlieren, sich abplatten, während ein anderer Theil in Gestalt von Inseln unverändert bleibt. Wahrscheinlich sollen auch Verschmelzungen mehrerer kleiner Zellen zu einer grösseren vorkommen, wenigstens glaubt er Andeutungen hiervon gesehen zu haben. Den Zeitpunkt jedoch, wann diese Differenzirung im Epithel eintreten soll, kann Elenz selbst nicht genau angeben, will jedoch den geschilderten Zustand bei beinahe ausgetragenen Katzen gesehen haben. In C. Schmidt findet er einen Anhänger.

Dem gegenüber macht F. E. Schulze diese Differenzirung direct von der Athmung abhängig und zwar soll sie durch den Druck der sich erhebenden Capillaren und die Spannung der sich ausdehnenden Alveolen (vielleicht auch, wie Elenz will, theilweise

durch Verschmelzung benachbarter Epithelzellen) bedingt sein. Diese Anschauung wurde von Frey, Toldt und Orth adoptirt.

Letztere Anschauung hat gewiss die grösste Wahrscheinlichkeit für sich, doch ist sie bisher nicht genügend an Präparaten demonstrirt worden, da die Figur 132 bei Schulze schematisch ist und übrigens einem Kinde angehört, das frühzeitig (im 8. Monate) geboren worden. Diesem Uebelstande glaubte Küttner[1]) auf experimentellem Wege abhelfen zu können. Zu diesem Zwecke dehnte er die Lungenalveolen frischer menschlicher und Rinderembryonen aus den verschiedensten Schwangerschaftsmonaten aus, indem er sie von den Bronchien aus mit salpetersauren Silberlösungen und mit nachfolgenden Leimmassen injicirte, wodurch die Alveolarzellen abgeplattet werden mussten. Dieses Resultat identificirte er mit den auf physiologischem Wege durch die Athmung bedingten und kam zu dem Schlusse, dass die cubische Zelle des embryonalen Alveolus, ohne fettig zu zerfallen, mit der ersten Athmung zu einer Pflasterzelle werde.

Abgesehen von der von Küttner gebrauchten sehr auffälligen Terminologie, indem er cubische Zellen consequent als Plattenepithel bezeichnet, während er die abgeplatteten, flachen Zellen mit einem fünf mal grösseren Flächendurchmesser stets Pflasterzellen nennt, und abgesehen von dem hinkenden Beweise seines Experimentes hat Stieda[2]) darin vollkommen Recht, dass der Nachweis gar nicht geführt worden ist, dass die Alveolengänge und Alveolen der Lunge in der letzten Fötalperiode wirklich cubisches Epithel besitzen. Man könnte hinzufügen, dass das Lungenepithel aus dem letzten Monate des Fötallebens überhaupt noch nicht einer genauen Untersuchung unterzogen ist. Stieda tritt dagegen für die Anwesenheit eines ganz niedrigen Plattenepithels innerhalb der Alveolengänge und Alveolen der embryonalen Lunge ein, dessen Höhe er bei Schafsembryonen von 25 cm Länge zu höchstens 0,003 mm, dessen Breite jedoch zu reichlich 0,009—0,012 mm bestimmt hat.

Dass die Angelegenheit in Betreff des Zeitpunctes der Differenzirung des Lungenepithels noch durchaus nicht als vollständig spruchreif angesehen werden konnte, geht gewiss daraus hervor,

---

1) Virchow's Arch. 1876. Bd. 66. p. 12—24.

2) Zeitschr. f. wissensch. Zool. 1878. Bd. 30. Suppl. p. 115.

dass Kölliker[1]) noch neuerdings zwischen den diesbezüglichen Anschauungen von Elenz und Schulze zu vermitteln suchte, indem er annahm, dass das Epithel in der letzten Zeit des Embryonallebens mit dem Wachsthume der Alveolen nicht gleichen Schritt halte, woraus eine Verbreiterung des Alveolenepithels in gewissen seiner Elemente resultiren sollte. Nach der Geburt sollte dann nach ihm der Gegensatz zwischen der Wachsthumsgrösse der Alveolen und des Epithels noch mehr sich geltend machen und in diese Zeit dann auch die Bildung der ganz grossen Platten fallen durch Verschmelzung kleinerer solcher Elemente.

Diesem Hin- und Herschwanken der Anschauungen über die Beschaffenheit des Alveolenepithels des ausgebildeten Fötus vor begonnener Athmung und über den Einfluss der Athmung auf dasselbe glaube ich wenigstens für den Menschen ein Ende bereiten zu können durch Mittheilung einiger Lungenpräparate, von denen ich vorherrschend nur das Alveolarepithel berücksichtigen will.

Zunächst bin ich im Besitze mehrerer Lungenpräparate von ausgetragenen Früchten, die ohne geathmet zu haben abgestorben waren, welche vollständig übereinstimmende Bilder ergeben. Namentlich das eine von ihnen gelangte absolut frisch in meine Hände. Es gehört einer ausgetragenen weiblichen Frucht an, welche eine Stunde, nachdem die Herztöne derselben unhörbar geworden, auf der gynäkologischen Klinik wegen Beckenenge der Mutter perforirt und mit dem Kranioklast extrahirt wurde. Eine halbe Stunde darauf befanden sich die in kleine Würfel zerschnittenen Lungen in Chromsäurelösung von 1 Proz., in welcher einmal erneuerten Lösung sie 24 Stunden verblieben, worauf sie ausgewaschen und in successive gesteigerten Concentrationen von Alcohol erhärtet wurden. Es wurden darauf zum Theil Schnittpräparate aus freier Hand angefertigt, die dann mit Carmin oder salpetersaurem Rosanilin gefärbt wurden. Andere Stücke wurden nach vorhergängiger Picrocarminfärbung in Paraffinmasse eingebettet und mit dem Microtom in Schnitte zerlegt. Einzelne der letzteren Schnitte wurden ausserdem mit Haematoxylin übergefärbt, um die Kerne des Epithels deutlicher zur Anschauung zu bringen, da die Epithelien in diesem Stadium äusserst hell und transparent sind und nur verhältnissmässig schwer von Farbstoffen tingirt werden.

1) Zur Kenntniss des Baues der Lunge des Menschen 1881. p. 19.

Das Einbetten in Paraffinmasse kann ich für die Untersuchung der Lungen dieses und der späteren Stadien sehr empfehlen, da dasselbe in geschmolzenem Zustande sehr schön in alle Alveolen eindringt, ohne den geringsten Druck auf deren Epithel auszuüben, und bei der späteren Schnittführung das Abreissen dieses Epithels von den Wandungen verhindert. Sorgt man noch dafür, dass das Paraffin aus den angefertigten Schnitten nicht zu rapid durch Terpenthinöl entfernt wird, damit keine zu heftigen Strömungen entstehen, die einzelne Stücke des epithelialen Belages wegreissen könnten, so kann man schöne grosse Schnitte erzielen, in welchen sich Alles bis auf die kleinsten Details in seiner natürlichen Lagerung befindet.

Auf solchen Schnitten, am besten aus der Nähe des vorderen Randes, sieht man beim ausgetragenen Fötus, dass selbst Bronchien von 0,63 mm Durchmesser, deren Lumen 0,35 mm misst, eine noch stark faltenreiche Schleimhaut haben, die jedoch nur von einem einschichtigen cylindrischen Flimmerepithel ausgekleidet wird, dessen Zellen durchschnittlich eine Höhe von 0,02 und eine Breite von 0,0125 mm und grosse ovale Kerne besitzen. Verfolgt man diese Bronchien weiter, am besten zur Lungenoberfläche hin, so sieht man dieselben sich immer weiter verästeln, dabei immer enger werdend und die Faltung der Schleimhaut allmählich vollständig verlierend, um schliesslich, wenn ihr Lumen nur noch ca. 0,0375 mm beträgt, in die ihnen endständig aufsitzenden, bedeutend erweiterten Hohlräume der Alveolargänge überzugehen. Dabei ist aus dem hohen Flimmerepithel allmählich ein niedriges Cylinderepithel und kurz vor dem Uebergange in die Alveolargänge ein cubisches Epithel geworden. Was diese Alveolargänge selbst anbetrifft, so ist es schwer einen für alle Fälle übereinstimmenden Durchmesser derselben anzugeben, da sie wie längliche, mit dem offenen Ende an eine Röhre befestigte, leere, in den verschiedensten Richtungen gefaltene Säcke den feinsten Bronchien ansitzen. Man wird daher sehr verschiedene Maasse erhalten, je nach dem, ob man dieselben von den einander am nächsten liegenden Convexitäten zweier durch die Faltung bedingten Vorsprünge, oder von den am weitesten von einander abstehenden Concavitäten zweier Ausbauchungen nimmt. Im Allgemeinen kann man jedoch sagen, dass man auf Schnitten die Alveolargänge selten in grösserer Ausdehnung als 0,4 mm lang sieht, und dass die nächstgelegenen

Wandungen derselben durchschnittlich 0,025 mm von einander abstehen. Die auf den Schnitten als unregelmässige Faltungen der Wände der Alveolargänge erscheinenden Gebilde sind die Alveolen des ausgetragenen Fötus. Sie besitzen durchschnittlich eine Tiefe von 0,025 mm, sind jedoch nicht entfaltet, sondern unregelmässig seitlich comprimirt, so dass ihr Lumen stellweise nur 0,005 mm beträgt. Die Innenfläche der Alveolargänge sowohl, als der Alveolen selbst, ist nun mit einem gleichmässigen einschichtigen Epithel von 0,0065—0,008 mm Dicke ausgekleidet, welches aus blassen, unregelmässig rundlich polyedrischen Zellen besteht, die einen Breitendurchmesser von 0,01—0,0135 mm und einen durch Carmin oder Haematoxylin sich deutlich färbenden rundlichen Kern von circa 0,0055 mm besitzen. Die Dicke resp. Höhe dieser Epithelien beträgt also immer noch mehr als die Hälfte ihrer Breite (s. Fig. 5 und 6). Dieses Epithel sitzt direct auf den dünnen Ueberresten des von der Darmfaserplatte abstammenden, das Gerüst der Alveolen bildenden Gewebes, und auf den in demselben sich verzweigenden, in meinem Präparate mit Blutkörperchen nur mässig gefüllten Capillaren. Dabei wölben letztere die Alveolarwandungen noch nirgends in den Hohlraum hinein vor, wie Colberg das von bedeutend jüngeren Früchten, deren Lungengefässe freilich künstlich injicirt waren, angegeben hat. — Die eben beschriebenen Alveolargänge und Alveolen sind jedoch schon um diese Zeit durchaus nicht die einzigen in der Lunge. Vielmehr sieht man schon an Bronchiolen von dem Umfange derjenigen, die zum Ausgangspuncte dieser Beschreibung genommen worden sind, an einzelnen Stellen die Falten der Schleimhaut sich zu isolirten Alveolen mit niedrigerem Epithel, als im Bronchiolus selbst, vertiefen. Diese Anfangs vereinzelten Alveolen nehmen dann im weiteren Verlaufe gewöhnlich an einer Seitenwand des Bronchiolus an Zahl zu, so dass man schliesslich an Bronchiolis von 0,055 mm Durchmesser an einer Seitenwand schon zahlreiche Alveolargänge mit polyedrischem Epithel bekleidet einmünden sehen kann, während an der anderen Seite das hohe Cylinderepithel der Bronchialauskleidung noch ununterbrochen fortläuft. Da nun die einzelnen Alveolen eines und desselben Alveolarganges von einander oder von den Alveolen eines nebenbei gelegenen Alveolarganges nur durch höchstens 0,035 mm breite Septa geschieden sind, wovon jedoch nur 0,016 mm auf das die Alveolen von einander trennende und zugleich ihr Gerüste

bildende kernreiche Bindegewebe mit den in demselben enthaltenen Capillaren, der Rest auf die beiden die aneinander liegenden Alveolen auskleidenden Epitheldecken kommt (s. Fig. 5, c), so bietet ein grösserer Schnitt ein gleichmässiges Bild durcheinander gewirrter, in einander verschlungener, ausgebauchter, mit dem beschriebenen Epithel ausgekleideter Hohlräume dar. An solchen Schnitten nimmt man nur in der Nähe der Lungenoberfläche durch dünne in gegenseitigen Entfernungen von 1,15—4,025 mm von der Pleura ins Innere sich hineinziehende Bindegewebszüge eine Art von Läppchentheilung wahr, und wird ihre wirre Einförmigkeit nur in grösseren Entfernungen von Durchschnitten feiner Bronchien und der dieselben begleitenden Gefässe unterbrochen. An mit Picrocarmin gefärbten Präparaten, welche die Epithelien nur schwach tingirt hatten, konnte man, wie gesagt, die Capillaren sehr deutlich sehen und über dieselben hinweggehend wie auch die ganze übrige Alveolarwand auskleidend das schon beschriebene blasse Epithel. Das Präparat, von welchem die Figur 5 herstammt, war ausserdem mit Haematoxylin nachgefärbt worden, um die Kerne und Contouren der Epithelien deutlicher zu machen. Dadurch mussten die Capillaren verdunkelt und undeutlich werden. Dieselben sind daher auch in der Zeichnung Figur 5 nicht zu sehen. In der Figur 6, welche den Boden zweier benachbarter Alveolen von einem Carminpräparate wiedergibt, sieht man dagegen einige angeschnittene Capillaren.

Ich komme jetzt zur Beschreibung des letzten meiner Präparate. Dasselbe stammt von einem ausgetragenen, gut entwickelten weiblichen Kinde, welches 7 Tage nach einer bei der Geburt von einer Hebamme erhaltenen tiefen Weichtheilverletzung des Kopfes auf der chirurgischen Klinik verstorben war. Die mir übertragene Section fand 12 Stunden nach dem Tode statt. Die Lungen erwiesen sich bei derselben nur in geringem Grade oedematös, sonst vollkommen normal, und boten, da die Leiche in einem kühlen Raume aufbewahrt worden, einen völlig frischen Eindruck dar. Sie wurden in derselben Weise wie diejenigen des ausgetragenen Fötus zur Untersuchung vorbereitet. Da diese Lungen den zuletzt beschriebenen nur 7 Tage in der Entwicklung voraus waren, so müssen natürlich die histologischen Bilder der Bronchien fast dieselben wie in dem soeben beschriebenen Präparate geblieben sein. Ganz anders verhält es sich dagegen mit den Alveolargängen und

Alveolen, die durch die eingetretene Athmung eine vollständig neue Gestalt angenommen haben. Sie sind jetzt grösstentheils entfaltet und prall ausgedehnt. Dadurch erhält ein feiner Schnitt eine schon für das blosse Auge sichtbare siebförmig durchlöcherte Beschaffenheit, an welchem man unter dem Microscop die schon 0,1—0,25 mm im Durchmesser haltenden rundlichen oder länglichrunden Querschnitte der Alveolargänge und dazwischen bunt durcheinander gesprengt die rundlichen Querschnitte der 0,025—0,09 mm und im Mittel aus 20 Messungen 0,0475 mm im Durchmesser haltenden Alveolen wahrnimmt. Nicht alle Alveolen waren jedoch schon entfaltet, sondern zwischen ausgedehnten fand man immer noch zahlreiche Alveolen in dem Zustande vor, wie wir ihn vor eingetretener Athmung kennen gelernt haben. Die Capillaren befanden sich strotzend mit Blutkörperchen erfüllt und krümmten sich häufig schlingenförmig gegen den Hohlraum der Alveolen vor. Freilich war das Epithel der Alveolargänge und Alveolen zum grossen Theil abgestossen und lag, zum Theil gequollen, in Klumpen feinkörnigen Gerinnsels eingeschlossen im Innern der Alveolen. Dieser Befund konnte mich nicht überraschen, da es ja durch zahlreiche pathologische Erfahrungen bekannt und ausserdem durch die experimentellen Untersuchungen von C. Friedländer[1]) bestätigt ist, dass die geringsten Spuren von Oedem genügen, um das Epithel zum Aufquellen und Abstossen zu bringen.

Dennoch liessen sich auch zahlreiche Alveolen auffinden, in denen das Epithel der Wandungen in seiner natürlichen Lage erhalten geblieben war. Diese Epithelzellen hatten nun die verschiedensten Formen. Zahlreiche Zellen hatten noch dieselbe Gestalt und Grösse, wie sie vom reifen Fötus beschrieben worden, die meisten jedoch waren beträchtlich in der Breite vergrössert. An sämmtlichen liess sich noch ein deutlicher Kern nachweisen. Dabei sah man an Epithelien, die auf dem Querschnitt getroffen waren, deutlich (s. Fig. 7, b), dass die Vergrösserung im Breitendurchmesser durch Auszerren ihres protoplasmatischen Zellkörpers entstanden sein musste, da die Stelle des Zellkernes noch am dicksten, der Zellleib jedoch gewöhnlich nach einer, häufig aber auch nach beiden Seiten hin ganz dünn gestreckt auslief. Die kleinsten Epithelien, die gewöhnlich in den Maschen zwischen den

1) Untersuchungen über Lungenentzündung. Berlin 1873. p. 9—14.

Capillaren sassen, hatten dieselben Maasse wie beim ausgetragenen Fötus vor der Athmung. Von den ausgedehnten Epithelien maassen die breitesten, wie in Fig. 7, b, bis 0,03 mm in der Breite, während ihre Dicke an der Stelle des Kernes gewöhnlich noch 0,0075 mm betrug, und von dort zum Rande hin sich sehr rasch zu einer ganz dünnen Lamelle abflachten. Ihre Kerne besassen eine Dicke von 0,005 mm und, wenn sie wie derjenige der Zelle c in Fig. 7 länglichrund waren, was übrigens selten gesehen wurde, so betrug ihre Länge bis 0,0075 mm. Letztere vor meinen Augen bei einem gelinden Drucke auf das Deckgläschen vom Präparate losgelöste Zelle gibt ein sehr gutes Bild dieser abgeflachten Zellen von oben gesehen.

Wir verliessen in unserer Betrachtung der Entwicklung des Lungenepithels in der ersten Hälfte des Fötallebens dasselbe, wie es aus dem mehrschichtigen Epithel der ersten Lungenanlage am Ende des fünften Schwangerschaftsmonates in den Endbläschen der Bronchialröhren, den primitiven Drüsenbläschen Kölliker's, zu einem einschichtigen Epithel 0,01—0,012 mm dicker cubischer Zellen geworden war. Bei dem ausgetragenen menschlichen Fötus fanden wir vor der Athmung in den Alveolargängen und Alveolen gleichfalls ein einschichtiges Epithel, das jedoch aus blassen rundlich polyedrischen Zellen bestand, die eine Breite von 0,01—0,0135 mm und eine Höhe resp. Dicke von 0,0065—0,008 mm besassen. Die weitere Ausbreitung des Lungenepithels von den Endbläschen des fünften Monates bis zu den Alveolen des ausgetragenen Fötus hatte natürlich, da es keine Schichtung mehr gab, nur noch durch Vermehrung der Epithelzellen in der Fläche vor sich gehen können. Dabei musste nun das Missverhältniss zwischen der Flächenausbreitung des Epithels und der Neubildung desselben durch Theilung, welches wir schon im ganzen Verlaufe der Lungenentwicklung kennen gelernt haben und das aus dem relativ hohen und schmalen Cylinderepithel der Endbläschen im vierten Monate des Fötallebens zu einem niedrigeren und breiteren cubischen Epithel derselben im fünften Monate geführt hatte, immer weiter zur Geltung kommen. So sehen wir denn die Epithelzellen der Lungenalveolen des ausgetragenen Fötus, wenn nicht gerade namhaft breiter als diejenigen des fünften Monates, so doch beträchtlich niedriger als dieselben. Dennoch waren sie noch lange nicht zu einer „Membrana epithelica"

herabgesunken, hatte durchaus noch nicht die platte Gestalt, die Stieda von Schafsembryonen beschrieben und gezeichnet hat, auch liessen sich zwischen denselben noch nirgends grössere platte Zellen eingestreut wahrnehmen, wie Elenz das an Katzenembryonen gesehen haben will. Im Gegentheil konnte man bei gelungener Färbung, wie die Abbildungen Fig. 5 und 6 zeigen, bei genauer Einstellung ganz deutlich die geschilderten Zellen von einander unterscheiden, zwischen denen sich nur einzelne durch Theilung hervorgegangene kleinere Zellen erkennen liessen.

Dagegen sahen wir in den Lungenalveolen des sieben Tage alten Kindes zahlreiche Bilder, die dafür sprachen, dass die Differenzirung der gleichmässig polyedrischen Alveolarzellen der ausgetragenen Frucht zu dem ungleichmässigen Epithel von zwischen grosse dünne Epithelplatten eingestreuten Inseln von kernhaltigen Pflasterzellen, wie es in den Lungenalveolen des Erwachsenen vorhanden ist, erst durch die Athmung eingeleitet wird, und stimme ich in dieser Beziehung vollständig mit der von Schulze ausgesprochenen Ansicht überein. Denn dass das Wachsthum der Lungen im Verlaufe von bloss sieben Tagen nicht so rapid sein kann, um die colossalen Veränderungen des Alveolenepithels zwischen unsern beiden letztbeschriebenen Präparaten allein durch einen Gegensatz zwischen der Wachsthumsgrösse der Alveolen und des Epithels erklären zu können, wie Kölliker das angenommen zu haben scheint, bedarf wohl keines besonderen Beweises. Zugleich ist es klar, dass diese Abplattung einzelner Zellen nicht etwa durch einen auf ihnen lastenden Druck von Seiten der inspirirten Luft erklärt werden kann, wie dieses Küttner angenommen hat, da ja die Luft unter gar keinem erhöhten Druck bei der Athmung eindringt und dann wohl eher einen gleichmässigen Effect hervorbringen müsste. Im Gegentheil kann diese Abplattung nur durch eine Zerrung bedingt sein, hervorgerufen durch die erste Inspiration und unterhalten von den nachfolgenden. Bei der durch Zwerchfell- und Intercostalmuskeln bedingten ersten Erweiterung der Brusthöhle müssen die Alveolen und Alveolengänge als die im Brustraume verschieblichsten Gebilde der Bewegung folgen, um den Zuwachs an Raum auszufüllen. Sie werden dadurch plötzlich stark ausgedehnt und umschliessen mindestens vier mal so grosse Hohlräume als früher, die sich durch die nachdringende Luft füllen. Diese Flächenvergrösserung der Alveolarwände kann nur dadurch ermög-

licht werden, dass die einzelnen Fibrillen und Zellen des bindegewebigen Gerüstes der Alveolen sich seitlich über einander verschieben. Den Alveolarepithelien dagegen, die nur in einfacher Schicht vorhanden sind, steht dieses einfache Auskunftsmittel nicht zu Gebote. Sie müssten bei dieser Seitenzerrung aus einander gerissen werden, wie Eberth es auch wirklich einstmals angenommen hat, wären sie nicht im Besitze eines charakteristischen Bestandtheiles der Epithelien überhaupt, nämlich der Kittsubstanz. Infolge dessen müssen die Epithelzellen gleichfalls der Seitenzerrung folgen, was jedoch nur durch eine Ausdehnung derselben möglich ist. So sehen wir sie in unserem Präparate zu den Randpartien hin zu flachen Schüppchen ausgedehnt, die nur noch an der Stelle, wo der Kern sich befindet, die ursprüngliche Dicke beibehalten haben. Späterhin kann gewiss auch der Kern dieser Zerrung nicht mehr Widerstand leisten und kommt es dann zu den dünnen scheinbar kernlosen Epithelplatten, wie Kölliker sie jetzt auch beim Menschen unzweifelhaft nachgewiesen hat. Dass die über den Capillaren befindlichen Epithelzellen vorzugsweise von dieser Dehnung betroffen werden müssen, liegt auf der Hand, da an ihnen durch die schlingenförmig sich ins Innere der Alveolen vordrängenden Capillaren die Zerrung nur noch potenzirt werden muss. Die physiologische Schleimbildung, auf die Colberg aufmerksam gemacht hat und die in der That an den Alveolarepithelien des der Reife entgegen gehenden Fötus Statt zu haben scheint, muss aber offenbar die Dehnbarkeit derselben wesentlich erleichtern. Wann jedoch der Grad der Ausbildung des Alveolarepithels erreicht ist, den Kölliker am erwachsenen Menschen beschrieben hat, und wann dieser Einfluss der Respiration sich auf sämmtliche vorhandenen Alveolargänge mit ihren Alveolen erstreckt (in unserem Falle hatte sich derselbe erst auf einen Theil der letzteren geltend gemacht), ferner ob ausser der erwähnten Seitenzerrung noch, wie Elenz meint, ein theilweises Verschmelzen einzelner Zellen zur Bildung der grossen Epithelplatten beiträgt, entzog sich meiner Beobachtung.

Was die von mir angewandten Farbstoffe anbetrifft, so will ich nochmals bemerken, dass in den Präparaten aus der ersten Hälfte des Fötallebens, die zum grössten Theil vorher mit Picrinsäure behandelt worden, sich Carmin und Picrocarmin sehr gut bewährten, während für die der vorgängigen Chromsäurebehandlung unterworfenen Präparate aus den Lungen der ausgetragenen Frucht

und des siebentägigen Kindes ausserdem Haematoxylin und salpetersaures Rosanilin zur besseren Kernfärbung hinzugezogen werden mussten. Letzterer Farbstoff namentlich, der vor vielen Jahren im hiesigen pathologischen Institut von Herrn Professor Böttcher eingeführt worden und sich seitdem in demselben vollständig eingebürgert hat, wurde auch von mir nicht nur bei der vorliegenden Arbeit, sondern bei den meisten Untersuchungen angewandt, die ich im Verlaufe meiner 2½jährigen Thätigkeit als Assistent des Herrn Professor Böttcher auszuführen Gelegenheit hatte. Die Methode, wie sie sich im hiesigen Institut allmählich herausgebildet und wie sie stets von mir angewandt worden ist, besteht kurz in 24stündiger Vorbehandlung des Präparates mit Chromsäurelösung von 0,5—1 Procent, in mehrtägigem Auswaschen der Chromsäure, darauf Erhärten der Präparate zunächst in verdünntem dann in successive stärkerem Alcohol. Die von diesen Präparaten angefertigten Schnitte werden dann 24 Stunden der Einwirkung von mit glycerinhaltigem Wasser zur Hälfte verdünntem salpetersaurem Rosanilin überlassen und dann so lange mit absolutem Alcohol behandelt, bis sie keinen Farbstoff mehr von sich geben. Die Schnitte können dann entweder in glycerinhaltigem Wasser sofort untersucht oder nach Aufhellung mit Nelkenöl und Einschliessen in Canadabalsam zu vieljähriger Aufbewahrung brauchbar gemacht werden. Diese Methode, die ich, wie ich bemerken will, nicht erst durch Publication des sog. „Hermann'schen Kernfärbungsverfahrens“ kennen gelernt habe, hat mir stets ausgezeichnete Bilder ergeben, wo es darauf ankam, die Kerne deutlich sichtbar zu machen, und stammt auch die Zeichnung zu Figur 7 von einem so behandelten Schnitte.

Was nun diese meiner Arbeit beigefügten Zeichnungen selbst anbelangt, so verdanke ich diejenigen zu den Figuren 4 und 5 der Liebenswürdigkeit des Herrn stud. med. L. Hirschhausen, während ich die übrigen selbst angefertigt habe.

Ich hoffe mit der vorliegenden Arbeit eine nicht unerwünschte Ergänzung zur letzten Veröffentlichung Kölliker's über den Bau der Menschenlunge geliefert zu haben und glaube, dass die Frage von dem Lungenepithel, wenigstens was den Menschen anbetrifft, nun als eine abgeschlossene betrachtet werden dürfte.

Dorpat, im Juli 1882.

Erklärung der Abbildungen auf Tafel II.

Die Contouren der Abbildungen sind mit der Camera lucida sämmtlich bei Obj. 7, Hartnack entworfen worden; die Details wurden meist bei Obj. 7 oder 8, nur selten bei Obj. 9 eingezeichnet. Die Vergrösserungen wurden bestimmt durch directes Messen des gleichfalls mit der Camera lucida von den Theilstrichen des Hartnack'schen Objectivmicrometers entworfenen Bildes; die im Texte angegebenen Maasse für die einzelnen Gewebsbestandtheile jedoch durch Messen ihres von der Camera entworfenen Bildes und Vergleichung mit dem vermittelst des Oecularmicrometers erhaltenen Maasse, unter Zugrundelegung der mit Hilfe des Objectivmicrometers berechneten Werthe sowohl der Vergrösserung als auch der Theilstriche des Ocularmicrometers.

Die Abbildungen 1—4 incl., die aus der ersten Hälfte des Fötallebens stammen, sind bei gleicher 400facher Vergrösserung angefertigt worden. Fig. 5 konnte, da ein ganzer Alveolengang im Gesichtsfelde Platz finden musste, nur eine 370fache Vergrösserung erhalten; des Vergleiches halber erhielt die derselben Lunge angehörige Figur 6 die gleiche Vergrösserung. Die Abbildung zu Fig. 7 wurde dagegen bei 500facher Vergrösserung angefertigt, um die dünn ausgezogenen Epithelien besser zur Anschauung zu bringen.

Fig. 1. Das rechte von den beiden vom unteren Ende der Trachea sich zur Bildung der Lungen abzweigenden Hohlbläschen eines Rinderembryo von 1 cm Länge vom senkrecht auf die Längsaxe des Embryos geführten Schnitte schräg getroffen. Carminpräparat. m mediale l laterale, d dorsale, v ventrale Seite. a oberflächlichste Schicht cylindrischer Epithelzellen, b zweite Schicht prismatischer oder kegelförmiger Zellen. Darunter folgen noch ein bis zwei Lagen polyedrischer Zellen. c ein kleiner Bruchtheil der dicken von der Darmfaserplatte abstammenden Umhüllung des Epithelialrohres.

Fig. 2. Längsschnitt durch ein in nächster Nähe der Pleura gelegenes Endbläschen einer Bronchialröhre von einem menschlichen Embryo aus der Mitte des dritten Monates. Färbung mit Picrocarmin. a zweischichtiges Epithel des Endbläschens, b umhüllendes embryonales Bindegewebe, das von der Pleuraoberfläche noch durch einige Zellschichten getrennt ist, c Rand eines benachbarten Endbläschens, dessen Epithel nicht gezeichnet ist.

Fig. 3. Längsschnitt durch ein hart unter der Pleura gelegenes Endbläschen eines Endbronchus von einem menschlichen Embryo aus der zweiten Hälfte des vierten Monates. Carminfärbung. a einschichtiges Cylinder-

epithel, b umhüllendes Gewebe; bis zur Pleuraoberfläche nur noch wenige Zellschichten.

Fig. 4. Längsschnitt durch einen Endbronchus a und sein hart unter der Lungenoberfläche gelegenes Endbläschen b von einem menschlichen Fötus aus der Mitte des fünften Monates. Picrocarminfärbung. Einschichtiges cubisches Epithel. c benachbarter Endbronchus nebst Endbläschen von einem gemeinsamen Stamme abgezweigt, d Pleura, e, e Gefässdurchschnitte.

Fig. 5. Schnitt durch einen hart unter der Pleura gelegenen Alveolengang von einer ausgetragenen menschlichen Frucht vor begonnener Athmung. Picrocarminfärbung, mit Hämatoxylin nachgefärbt. a Alveolargang, b, b, b die einzelnen Alveolen desselben, c Durchschnitt durch ein Septum zwischen zwei benachbarten Alveolen verschiedener Alveolargänge. Das polyedrische Pflasterepithel ist hier scharf auf dem Querschnitt zu sehen. d Lungenoberfläche (die dünne Pleura hat sich beim Schneiden abgehoben). e schmales von der Pleura in die Tiefe dringendes Bindegewebsseptum, das dies Lungenläppchen vom benachbarten trennt.

Fig. 6. Boden zweier Lungenalveolen von demselben Präparat. Man sieht auf das polyedrische Pflasterepithel von oben herab. Einzelne Zellen in Theilung begriffen. a an der Grenze beider Alveolen befindliches Capillargefäss, b Durchschnitt durch ein etwas grösseres Blutgefäss. Carminfärbung.

Fig. 7. Schnitt aus der Lunge eines 7 Tage alten Kindes. Färbung mit salpetersaurem Rosanilin. a Theil eines Alveolarganges mit seinen Alveolen, b durch die Ausdehnung der Wandungen im Abflachen begriffene Epithelien, c eine Epithelzelle, die sich von der daneben befindlichen Alveolenwand abgelöst hat und in ihrer ganzen Flächenausdehnung von oben gesehen wird, d mit Blutkörperchen erfülltes, ins Lumen des Alveolenganges vorspringendes Capillargefäss.

Die Azofarbstoffe als Tinktionsmittel für menschliche und thierische Gewebe.

Von

Dr. **H. Griesbach** (Mülhausen i. Els.)

Ein Nebenprodukt des bei der Destillation von Steinkohlen erhaltenen Leuchtgases bildet der Steinkohlentheer. Dieser unansehnliche Stoff ist in den letzten Decennien ein wichtiger Gegenstand der chemischen Forschung geworden und hat, da er der Ausgangspunkt zur Darstellung zahlreicher organischer Farbstoffe liefert, für Wissenschaft und Praxis enorme Bedeutung gewonnen. Wenn man die organische Chemie auch wohl die Chemie des Kohlenstoffes nennen kann, weil sämmtliche dorthin gehörige Körper dieses Element enthalten, so hat man doch je nach dem Reichthume der Körper an Kohlenstoff zwei grosse Klassen von Kohlenstoffverbindungon unterschieden, nämlich die Fettkörper und die aromatischen Substanzen [1]), welche ihren Namen beide mehr oder weniger ihren Eigenschaften und ihrer Entstehung verdanken.

Bekanntlich ist es eine der Hauptaufgaben der modernen Chemie gewesen, die auf der Volenz der chemischen Elemente basirende atomistische Constitution der Verbindungen kennen zu lehren und diese durch sogenannte Kettenformeln zu versinnlichen. Während man nun als Fettkörper solche Kohlenstoffverbindungen betrachtet, welche beliebig viele Atome des vierwerthigen Kohlenstoffs in fortlaufenden oder verzweigten Ketten enthalten, nimmt man an, dass in allen aromatischen Substanzen sechs Kohlenstoffatome eine ringförmig geschlossene Kette bilden und nennt diesen Atomcomplex den Benzolkern, weil er zugleich die einfachste aromatische Verbindung, den Kohlenwasserstoff Benzol C_6H_6 bildet. Der Steinkohlentheer enthält in seiner complizirten Zusammensetzung vornehmlich aromatische Substanzen, welche man in eine

1) Ausserdem unterscheidet man auch wohl noch fett-aromatische Substanzen.

homologe Reihe, d. h. in eine Reihe, deren einzelne Glieder unter sich ein analoges chemisches Verhalten zeigen und sich durch eine bestimmte Differenz an Kohlenstoff- und Wasserstoffatomen unterscheiden, gebracht hat. Dieser Reihe, der sogenannten aromatischen Reihe, gehören die Azoverbindungen an, für deren chemische Konstitution charakteristisch ist, dass sie eine aus zwei unter sich verbundenen Stickstoffatomen bestehende zweiweitige Atomgruppe enthalten, welche mit zwei Kohlenstoffatomen zweier aromatischen Reste verbunden sind.

Zu diesen Azoverbindungen gehören drei verschiedene Klassen von Körpern, von denen uns nur die eigentlichen sogenannten Azoverbindungen interessiren, da sie die Amidoazo- und Oxyazo-Verbindungen, ihre Sulfosäuren und deren Salze, welche man als Azofarbstoffe κατ' ἐξοχήν bezeichnet, enthalten. Diese Körper sind meistens tiefgefärbte, alle Nuancen des Gelb, Orange und Roth durchlaufende Stoffe. Ihre Nuancen unterscheidet man meistens durch Hinzufügen der Buchstaben Y (yellow), O (orange), R (red, roth), OO, RR etc. etc. Von den zahlreichen und patentirten Azofarbstoffen haben sich auf dem Markte schliesslich nur wenige gehalten.

Ehe ich die Verwendung und Brauchbarkeit derselben für die Histologie hier mittheile, will ich die wichtigsten und von mir untersuchten [1]) übersichtlich zusammenstellen, wobei ich zugleich den chemischen Namen derselben, den Namen des Entdeckers, der Fabrik, sowie die Litteratur, so viel es mir möglich war, berücksichtige. [2])

1) Ich erlangte anfangs die meisten der betreffenden Azofarben durch die Güte der Herren Dr. E. Nölting, Director an der hiesigen Chemieschule für chemische Farbenindustrie und Dr. Witt, zur Zeit ebenfalls hier wohnhaft.

2) Näheres über die Stoffe speciell in chemischer Hinsicht findet man in:

Bolley: Die chemische Technologie der Spinnfasern etc. Fortgesetzt von Kopp und Meyer.

Schultz: Die Chemie des Steinkohlentheers etc. Braunschweig, Vieweg und Sohn 1882.

Azofarbstoffe.

Handelsmarke	Chemische Benennung	Entdecker, Patentinhaber, Bezugsquelle	Litteratur
1. Anilingelb	Amidobenzol	Simpson, Maule, Nicholson, zu beziehen in jeder grösseren Anilinfabrik.	Jahresber. d. pr[illegible] Chem. 1861. 82,[illegible]
2. Säuregelb od. Echtgelb	Amidoazobenzolsulfo-säure	Grässler, zu beziehen wie 1.	Chem. Indust. [illegible] 49, 346.
3. Chrysoidin	Diamidoazobenzol	Caro. 1875. O. N. Witt. 1876 v. d. Firma Williams, Thomas & Dower (1876) in Brentford u. Fulham bei London in den Handel gebr., zu bez. wie 1.	A. W. Hoffm[illegible] Berl. Ber. 1877, 213. N. O. Witt. 1877, 10, 550, Griess ibid. 187[illegible] 388.
4. Vesuvin. Phenylenbraun, Bismarckbraun, Manchesterbraun	Triamidoazobenzol	Caro. Griess. Bezugsquelle: Dr. E. ter Meer & Comp., chem. Farbenfabr. Uerdingen a. Rh.	Ztsch. f. Ch. [illegible] N. F. 3, 278.
5. Tropaeolin Y	Phenolazobenzolsulfosaures Natrium	O. N. Witt., v. d. Firma Williams Thomas u. Dower i. d Handel gebr. Bezugsquelle Durand & Hugenin, Basel.	Ber. d. d. [illegible] Ges. 1879, 25[illegible]
6. Tropaeolin O, Chrysoin, Chryseolin, Tropaeolin R.	Resorcinazobenzolsulfosaures Natrium	O. N. Witt., von der in 5. gen. Firma in den Handel gebr. Bezugsquelle: ter Meer & Co.	Witt Privatmitt[illegible] Griess u. Griess Ber. d. d. [illegible] Ges. 1878, 21[illegible]
7. Tropaeolin OO Orange IV, Orange N (nach Witt der schönste aller Tropaeolinfarbstoffe)	Diphenylaminazobenzolsulfosaures Kalium	N. O. Witt in der in 5 gen. Fabrik, von welcher d. Farbstoff auch in den Handel gebracht wurde. Bezugsquelle ter Meer & Co., unt. d. Namen Orange IV auch v. H. Poirrier in Paris entdeckt.	Bericht d. d. [illegible] Ges. 1879, 259
8. Tropaeolin OOO Nr. 1, Orange I	α Naphtolazobenzolsulfosaures Kalium	Zuerst v. H. Poirrier in Paris als Orange I, dann v. N. O. Witt in der in 5 gen. engl. Fabrik entdeckt, welche den Stoff i. d. Handel brachte. Bezugsq. Durand und Hugenin Basel.	Bericht d. d. [illegible] Ges. 1879, 259.
9. Tropaeolin OOO Nr. 2, Orange II, Chrysaurein β-Naphtolorange	β Naphtolazobenzolsulfosaures Kalium	Zuerst von H. Porrier in Paris als Orange II, dann v. N. O. Witt i. d. in 5 gen. engl. Fabr. entd. Bezugsquelle u. a. auch Durand & Hugenin, Basel.	?
10. Crocein [1])	Azobenzolsulfosäure-ammoniumazoβ-naphtolsulfosaures Natrium	Farbenfabriken vorm. Friedr. Bayer & C. in Elberfeld, daselbst auch zu beziehen.	D. R. P. Nr. [illegible] vom 18. März [illegible]
11. Aechtroh Roccellin, Orseillin Nr. 3, Rubidin Rauracienne	β naphtolazonaphtalinsulfosäure	Entd. Caro. Bezugsq. Badische Anilin- u. Sodafabr. in Mannheim. Durand und Hugenin, Basel.	?

Handelsmarke	Chemische Benennung	Entdecker, Patentinhaber, Bezugsquelle	Litteratur
Ponceau R aus Salz R [1]), Xylidinponceau	Xylolazoβnaphtoldisulfosäure	Entd. u. patent. v. d. Fabr. v. Meister, Lucius u. Brüning in Höchst a. M., das. zu beziehen.	D. R. P. Nr. 3229. 24. Apr. 1878. chem. Indust. 1878, 410.
. **Ponceau RR** a. Salz R [1])	Pseudocumolazoβ-naphtoldisulfosäure	Wie 12.	Wie 12.
Ponceau G a. Salz G [1])	Xylolazoβnaphtoldisulfosäure	Wie 12.	Wie 12.
Ponceau GG a. Salz G [1])	Pseudocumolazo β-naphtoldisulfosäure	Wie 12.	Wie 12.
Bordeaux R a. Salz R [1])	Naphtalinazoβnaphtoldisulfosäure	Wie 12.	Wie 12.
Bordeaux G a. Salz G [1])	Wie 16.	Wie 12.	Wie 12.
Biebricher Scharlach Ponceau RRR [1]).	β Naphtolazobenzolsulfosäurenatriumazobenzolsulfosaures Natrium	Entd.: Nietzki. W. v. Miller. — 1879 in d. Handel gebr. von der Anilinfabr. v. Kalle & Co. in Bibrich, auch von Friedr. Bayer in Elberfeld u. v. der Aktiengesellsch. für Anilinfabrikation in Berlin. Bezugsquelle daselbst.	Bericht d. d. chem. Ges. 1880, 801. ibid. 1880, 542, 803, 980.
9. **Orange III** [1]). Helianthin, Goldorange	Dimethylanilinazobenzolsulfosaures Ammonium	Entd.: N. O. Witt. Bezugsq.: Chem. Fabr. v. Dr. E. ter Meer.	?

Es handelte sich bei meinen Versuchen nicht nur um Tinctionen einzelner Gewebepartien, nicht nur um Kernfärbung, sondern es war mir darum zu thun, in den verwendeten Farbstoffen Mittel zu suchen, welche womöglich für alle Gewebselemente, Verwendung finden möchten. Ich habe es deswegen nicht unterlassen, die Azostoffe nach allen Richtungen hin zu probiren, glaube aber hoffen zu dürfen, dass es für weitere Untersuchungen lohnend wäre, die von mir begonnenen Methoden auszubeuten; denn mit Flemming[2]) bin ich der Ansicht, dass Studien über Azofarbstoffe in ihrer Anwendung für die Histologie eine sehr dankbare Aufgabe sind.

Meine Untersuchungen entsprangen zunächst aus eigenen Bedürfnissen; einerseits wünschte ich Farbstofflösungen zu verwen-

1) Sollte Jemand die Farbstoffe, ohne sie erst in grösserer Menge aus der Fabrik zu beziehen, probiren wollen, so bin ich gerne bereit, so lange meine Vorräthe ausreichen, davon mitzutheilen. — Dasselbe sei auch von dem Jodgrün gesagt, welches in Deutschland augenblicklich schwer aufzutreiben ist.

2) Vergl. Arch. f. mikrosk. Anat. Bd. 19.

den, für welche eine umständliche Präparation und penible Aufbewahrung nicht erforderlich ist, sondern welche in wenigen Augenblicken, ohne Abwägen bestimmter Mengen, einfach durch Einschütten des Stoffes in destillirtes Wasser erhalten werden können, andererseits wünschte ich, dass dieselben bei Demonstrationen momentan wirken und intensiv und leuchtend gefärbte Bilder liefern möchten. Ausser den angegebenen Bedingungen wünschte ich mit Weigert[1]) auch noch folgende erfüllt zu sehen: Färbung, welche auch dem Anfänger, dem die technische Fertigkeit des geübten Histologen noch mangelt, absolut sicher gelingt, Färbung, welche nur bis zu einem bestimmten Grade die Gewebe durchdringt, so dass man nicht nöthig hat mit gespannter Aufmerksamkeit einen Zeitraum abzuwarten, über welchen hinaus Ueberfärbung eintreten würde, Färbung, welche der entfärbenden Wirkung des Waschwassers und des Alcohol. absol. auf beliebige Zeit Trotz bietet und endlich Färbung, welche beim Aufbewahren der Präparate, sei es in stark oder weniger stark lichtbrechenden Medien, weder ausbleicht, noch in einen dunkleren Ton übergeht. In wie weit die von mir untersuchten Stoffe diesen Bedingungen Genüge leisten, werde ich in Nachstehendem zeigen, bemerken möchte ich nur noch, dass ich grade in der Löslichkeit der Azostoffe in Wasser einen Vorzug derselben vor anderen Tinktionsmitteln, die mit Alcohol bereitet werden, erblicke.

1) **Anilingelb**, fast unlöslich in Wasser, gut löslich in Alcohol. Der Stoff ist nach meinen Untersuchungen für histologische Zwecke unbrauchbar.

2) **Säuregelb** oder **Echtgelb**, in Wasser leicht löslich. Knochen färbt sich schön orange. Ein Schnitt aus dem Os front. des Menschen, bei welchem die Diploevenen mit Berliner Blau injicirt sind, liefert ein herrliches Bild. Trachealknorpel des Hundes färbt sich citronengelb; Binde- und Gallertgewebe ebenfalls. In Querschnitten durch den in Alcohol gehärteten Eingeweidesack von Unio färben sich Epithelien orange, Muskeln goldgelb schillernd, Drüsengewebe erscheinen bräunlich, und die Kerne in den Drüsenzellen treten sehr deutlich hervor; Nervenelemente färben sich nach meinen Erfahrungen weniger gut.

Ich habe das Echtgelb an frischen Geweben, an Alcohol- und Chromsäurepräparaten probirt, für letztere findet der Farbstoff von

1) Bismarckbraun als Färbemittel. Dieses Arch. Bd. 15. p. 258—60.

mir keine Anerkennung, während ich sowohl an frischen als auch an in Alkohol gehärteten Präparaten gute Bilder erhielt. Für isolirte Zellen aller Art mit Ausnahme von Drüsenzellen kann ich das Echtgelb nicht grade empfehlen, der Kern wird nicht distinct genug vom Plasma abgehoben. In einem grösseren Querschnitte, wo die verschiedensten Gewebeformen sich finden, erleichtert das Echtgelb die Uebersicht deswegen, weil die verschiedenen Gewebeformen durch Annahme eines verschiedenen Farbentones vom hellsten Citronengelb bis zum Braun sich von einander deutlich abheben.

Man wählt am besten recht concentrirte Lösungen, da der Farbstoff von Alcohol ziemlich stark ausgezogen wird.

3) **Chrysoidin**, in Wasser leicht löslich, Knochen und alle Arten Bindesubstanzen nehmen die Farbe so gut wie nicht an, frische Gewebe färben sich ganz diffus hellgelb, auch Alkohol- und Chromsäurepräparate liefern mir unbefriedigende Bilder. Der Farbstoff wird stark von Alkohol ausgezogen.

4) **Bismarckbraun**. Dieser Farbstoff ist zuerst von Weigert zur Untersuchung herangezogen und hernach oftmals angewendet worden. An meinen Präparaten zeigen sich Protoplasmen, Bindesubstanzen schwach und diffus gelb gefärbt. Muskeln färben sich an Alkoholpräparaten strohgelb. Einen schönen braunen, durchaus nicht diffusen Farbenton nimmt Drüsengewebe an. Am brauchbarsten halte ich das Bismarckbraun für Kerntinktionen sowohl an Alkohol- als auch an Chromsäurepräparaten. An isolirten Ganglienzellen tritt der Kern deutlich hervor, während das Plasma fast ungefärbt erscheint. Für einzellige Organismen, Bacterien aller Art, farblose Blutkörperchen etc. ist das Bismarckbraun recht geeignet. Der ausziehenden Wirkung des Alkohols gegenüber verhält sich der Farbstoff resistent.

5) **Tropaeolin** Y, leicht löslich in Wasser. Bindesubstanzen und Muskeln mariner Wirbellossen bleiben ungefärbt, wenn man frische Objecte wählt. Süsswasserformen nehmen eine schwache citronengelbe Färbung an. In Alkohol gehärtete marine Mollusken verhalten sich wie die frischen Objecte. Muskulatur der Wirbelthiere färbt sich strohgelb. In Chromsäure erhärtetes menschliches Rückenmark nimmt die Farbe so gut wie nicht an. Drüsengewebe in Alkohol und Chromsäure gehärtet färbt sich zwar, doch tritt eine deutliche Differenzirung des Kernes nicht ein. Gut färben sich Schnitte durch völlig entkalkten und in Alkohol conservirten

Knochen. Mit Tropaeolin Y gefärbte Schnitte, namentlich Knochen, verhalten sich gegen Alkohol ziemlich resistent.

6) **Tropaeolin O.** Man löst am besten in kochendem Wasser und filtrirt, wenn die Lösung nicht ganz klar.

Knochen wird dunkelorange gefärbt. Bindesubstanzen, Knorpel und Muskeln nehmen einen gelben Ton an, doch ist derselbe bei den einzelnen Geweben verschieden und kaum näher zu beschreiben. Epithelialgebilde von Wirbelthieren färben sich bräunlich. Drüsengewebe wird quittengelb, doch erscheinen Kerne nicht deutlich differenzirt. Chromsäurepräparate, namentlich Nervenmasse, so zum Beispiel die graue Substanz des Rückenmarkes nehmen schön citronengelbe Färbung an. Der Farbstoff verhält sich in allen Geweben gegen Alkohol resistent.

7) **Tropaeolin OO** [1]), in Wasser leicht löslich. Die Färbung, welche die einzelnen Gewebe annehmen, ähnelt sehr der durch Tropaeolin O erzeugten, doch erscheinen mir die Farbentöne, ausgenommen an Knochen, schwächer, obgleich die Lösung denselben Concentrationsgrad besass, wie die des Tropaeolin O. Resistenz gegen Alkohol wie bei Tropaeolin O.[1])

8) **Tropaeolin OOO, Nr. 1,** leicht in Wasser löslich. Knochen und Bindesubstanzen färben sich dunkel orange, letztere mit einem Stich ins Röthliche. Alle von mir untersuchten Gewebe, sowohl Alkohol- als auch Chromsäurepräparate, nehmen die Farbe gleichmässig und nicht diffus an. Der Farbstoff liefert eine schöne Kernfärbung, welche dunkler ist als die mit Tropaeolin OO. Gegen Alkohol sehr resistent.

9) **Tropaeolin OOO Nr. 2,** in Wasser leicht löslich, färbt

1) Flemming's Orange (p. 323) ist dasselbe, nur dass er das Natriumsalz verwendet hat; ob sich das Natrium- und Kaliumsalz verschieden gegen Gewebe verhalten, habe ich nicht probirt. Mit Flemming finde ich, dass Tropaeolin OO eine gute, wenn auch nur schwache Kernfärbung liefert. So viel ich übrigens von Chemikern, die sich speciell mit dem Gegenstand beschäftigen, erfahre, ist das Kaliumsalz das gewöhnlich dargestellte. — Interessant ist die Anwendung, welche das Tropaeolin OO schon 1879 in der Pathologie erfahren hat. Es handelt sich nicht um Gewebetinktionen, sondern um den Nachweis freier Salzsäure im Magensafte. „Dasselbe gibt in verdünnter Lösung mit den geringsten Spuren von Mineralsäure eine schön. carmoisinrothe Färbung.“ Vgl. R. von der Velden: Ueber Vorkommen und Mangel der freien Salzsäure im Magensaft bei Gastrektasie p. 6, 9, 7. Sep.-Abd. a. d. deutsch. Arch. f. klin. Med. XXIII. Bd.

wie Nr. 1 alle Gewebe gleichmässig und nicht diffus, dunkel orangeroth, wird aber dann von Alkohol so viel extrahirt, dass alle Präparate hellere Farbentöne zeigen als die, welche mit Nr. 1 tingirt wurden. An isolirten protoplasmatischen Gebilden färbt sich der Kern tief orangeroth, nach wenigen Versuchen, die ich angestellt, eignet sich dieser Azofarbstoff gut für die Hermann-Flemming'sche Kerntinktionsmethode.[1])

10) **Crocein**, leicht in Wasser löslich, färbt Knochen, Knorpel, Bindesubstanzen und Muskeln sowohl im frischen Zustande, als auch an Alkoholpräparaten gleichmässig und scharf purpurroth. Wohl die schönsten Bilder erhalte ich an Drüsengeweben, Pancreas vom Menschen, Leber von Wirbelthieren und von Wirbellosen, Hoden etc. Die Zellen der Samenkanälchen vom Kater zeigen eine scharfe Kernfärbung; in der Niere des Hundes, welche in Alkohol erhärtet wurde, erhielt ich eine herrliche Färbung der Zellen der Harnkanälchen und diese heben sich durch ein dunkles Roth scharf von der heller gefärbten Bindesubstanz ab. Chromsäurepräparate nehmen die Färbung gut an. Die Hörner der grauen Substanz aus dem in dieser Weise erhärteten Rückenmark (Aeffin) zeigen einen scharlachrothen Farbenton, dunkel kirschroth finde ich die Substantia alba. Das Crocein ist ein sehr brauchbares Tinctionsmittel.

11) **Roccellin**, leicht löslich in Wasser. Knochen und Bindesubstanzen färben sich kirschroth, letztere oft mit einem Stich ins Bläuliche. Schön gefärbt erscheinen ferner Muskeln, Drüsen und Epithelien. Die Farbe ist sowohl für Alkohol- als auch für Chromsäurepräparate verwendbar. Der Stoff eignet sich für die Hermann-Flemming'sche Kernfärbungsmethode ziemlich gut. Von Alkohol wird die Farbe ziemlich stark extrahirt, namentlich an Bindesubstanzen. Knochenschnitte liefern mir die schönsten Bilder.

12) **Xylidinponceau**, leicht löslich in Wasser. Flemming probirte es für Kerntinktionen ohne Erfolg. Mir liefert es gute Färbungen an in Alkohol conservirten Knochen, Bindesubstanzen und Muskeln. Drüsengewebe färben sich diffus. Bei in Alkohol gehärtetem Rückenmark färbt sich die graue Substanz leidlich. Chromsäurepräparate färben sich nach meinen Versuchen nicht. Von Alkohol wird es ziemlich stark extrahirt.

1) Vgl. Tageblatt der deutsch. Naturforschergesellsch. in Graz 1875. pag. 105.

13) **Ponceau RR,** leicht löslich in Wasser; mit dem Xylidinponceau hat es die Unbrauchbarkeit für Chromsäurepräparate gemein, im allgemeinen ist es ihm aber entschieden vorzuziehen; denn verschiedene Gewebeformen, welche ersteres diffus färbt, nehmen mit Stoff RR gleichmässig scharfe Ponceau- bis scharlachrothe Färbung an. In Drüsenzellen erhielt ich mehrfach eine scharfe Kernfärbung, ebenso in Epithelialzellen. Gegen Alkohol ist es resistent.

14) **Ponceau G,** leicht löslich in Wasser. Knochen färben sich dunkel orange, Bindesubstanzen von Alkoholpräparaten, Muskeln und Epithelien safrangelb. In Drüsengeweben sowie an isolirten Zellen erhielt ich eine gute Kernfärbung. Nervensubstanz nimmt einen heller gelben Ton an. An Chromsäurepräparaten erhielt ich keine befriedigende Resultate. Für Wirbelthiergewebe eignet sich der Stoff besser als für das Gewebe von Wirbellossen, von denen ich hauptsächlich marine Mollusken zur Untersuchung herbeizog. Aus manchen Geweben extrahirt Alkohol stark, aus Knochen fast gar nicht.

15) **Ponceau GG**, leicht in Wasser löslich, für Chromsäurepräparate unbrauchbar. Scharf und schillernd orange färben sich aus Alkoholpräparaten Knochen, leimgebendes Bindegewebe und Muskeln. Für andre von mir untersuchte Gewebselemente ist der Farbstoff mehr oder weniger unbrauchbar. Alkohol extrahirt ziemlich stark.

16) **Bordeaux R**, am besten unter Erwärmen und unter Zusatz einiger Tropfen Alkohol in Wasser zu lösen. Knochen, Muskeln und leimgebendes Bindegewebe färben sich schön „Bordeaux-roth". Frische Präparate eignen sich weniger gut als Alkoholpräparate. Der Stoff eignet sich nach meinen Untersuchungen für Kernfärbungen sowohl an Alkohol- als auch Chromsäurepräparaten. Für Drüsengewebe hat mir das Bordeaux R recht gute Dienste geleistet. Gegen Alkohol ist der Farbstoff ziemlich resistent.

17) **Bordeaux G**, am besten unter Erwärmen in Wasser zu lösen. Ist chemisch dasselbe wie Bordeaux R und verhält sich für histologische Zwecke demselben im allgemeinen sehr ähnlich, nur sind die Farbentöne gelber, während Bordeaux R meist ganz rothe Töne liefert.

18) **Biebricher Scharlach**, leicht in Wasser löslich. Es färbt gleichmässig und distinct mit hochrother Farbe die verschiedensten Gewebe von Alkoholpräparaten. Für Chromsäurepräparate ist der Farbstoff nicht vortheilhaft. Zellkerne treten scharf hervor

und wenn ästhetische Gesichtspunkte in diesem Zweige der mikroskopischen Technik eine Rolle spielen könnten, so findet man auch hierfür in der Färbung mit Biebricher Scharlach volle Befriedigung. Gegen Alkohol verhält es sich sehr resistent.

19) **Goldorange,** leicht in Wasser löslich. Es färbt sowohl frische Objecte, als auch Alkohol- und Chromsäurepräparate. Knochen erscheint tief orangeroth, Knorpel und Muskulatur goldgelb. Bindesubstanzen färben sich röthlich. Für Drüsengewebe ist das Goldorange ein ausgezeichnetes Tinctionsmittel. In der Niere differenziren sich die Harnkanälchen schön und zierlich gegen die Bindesubstanz. Das Drüsenepithel der Prostata färbt sich schillernd goldig, der Kern tritt durch dunklere Färbung deutlich hervor. Mit Berliner Blau injicirte Leber liefert ein herrliches Bild, die verästelt blauen Gefässe auf goldig schimmerndem Grunde nehmen sich wie eine architectonische Malerei unter dem Mikroskope aus. Ein Querschnitt durch die Haut liefert ebenfalls feine Bilder. Gegen Alkohol ist die Färbung ziemlich resistent, doch empfehle ich für den Gebrauch nicht zu schwache Lösungen.

Es sind grade in den letzten Jahren so viele neue Tinktionsmittel für menschliche und thierische Gewebe empfohlen worden, dass man fast auf den Gedanken kommen könnte, die alten und bewährten Färbemittel müssten ihren Platz im histologischen Laboratorium den modernen Anilinfarben abtreten. Doch ich bin weit davon entfernt, einem solchen Wechsel das Wort zu reden. Mit einer blendenden Schönheit ist leider oft auch eine schnelle Vergänglichkeit verbunden, unsere Erfahrungen über die Haltbarkeit der mit Azofarbstoffen oder anderen neueren Anilinfarben angefertigten Präparate sind noch nicht alt genug. Ob die von mir untersuchten Azostoffe der Vergänglichkeit grösseren oder geringeren Widerstand bieten, wird erst die Folge lehren, meine ältesten Präparate sind wie die mit Jodgrün [1]) hergestellten ungefähr dreiviertel Jahr alt und haben seit ihrer Anfertigung keine Veränderung erlitten. Aber was auch immer die Zukunft in dieser Hinsicht bringen wird, die Brauchbarkeit der Azostoffe, wie der meisten Anilinfarben für momentane leicht auszuführende, scharfe und die einzelnen Gewebe oft mit den verschiedensten Farbentönen ausstattende Tinctionen wird dadurch nicht beeinträchtigt. Es sei mir gestattet zur Methodik noch einige kurze Bemerkungen hinzuzufügen.

1) Vergl. zoolog. Anz. Nr. 117.

In wie weit sich die von mir untersuchten Azostoffe für Doppelfärbungen unter sich oder mit anderen Tinktionsmitteln eignen, muss ich einstweilen dahingestellt sein lassen, doch will es mir nach den Mittheilungen Schiefferdecker's[1]) wahrscheinlich erscheinen, dass für solche günstige Resultate bevorstehen.

Die mancherlei Hülfsreagenzien, die beim Tingiren sonst so oft zur Verwendung kommen, sind für die Färbung mit Azostoffen von untergeordneter Bedeutung, ja sie können unter Umständen recht unangenehm wirken. Man hüte sich die Färbungen unvorsichtig mit unorganischen oder organischen Säuren oder mit Alkalien zu behandeln, es entstehen gar oft Niederschläge und Farbenveränderungen in den Geweben.

Am besten lassen sich die mit Azostoffen gefärbten Präparate nach gehöriger Entwässerung und Aufhellung in ätherischen Oelen in Harzen einschliessen. Bei der Aufhellung verwendet man meistens Nelkenöl. Sehr zarte Farben aber werden bei meinen Versuchen durch die gelbe Farbe des Nelkenöls oftmals beeinträchtigt. In solchen Fällen brauche man Lavendelöl oder am allerbesten ein absolut farbloses Anisöl, doch muss man Acht geben, dass nicht Schrumpfung und Brüchigkeit der Gewebe eintritt.

Für das Durchfärben grösserer Gewebsstücke eignen sich die Azostoffe nicht, je feiner dagegen der Schnitt, desto herrlicher und leuchtender das Bild.

---

1) Vgl. Arch. f. mikrosk. Anat. Bd. 15. p. 33 sq.

(Aus dem anatomischen Institute zu Strassburg.)

Ueber die Entwickelung des Zwerchfells, des Pericardiums und des Coeloms.

Von

Dr. **N. Uskow**
aus Kronstadt, Russland.

Hierzu Tafel III—VI und 3 Holzschnitte.

[Na]chstehende Druckfehler in dem Aufsatze über die Entwickelung des Zwerchfells etc. von Dr. Uskow wolle man gefälligst verbessern:

[Se]ite 165 Zeile 17 v. u. muss heissen **(s. Fig. 1 u. 2).**
„ 166 „ 19 „ o. „ „ **Zottenbildungen**, statt „Zellenbildungen".
„ 170 „ 20 „ „ „ „ **Fig. 10**, statt „14".
„ 198 „ 16 „ u. „ „ **noch längere**, statt „nach längerer".
„ 203 „ 6 „ „ „ „ **Fig. 22**, statt „32"
„ 204 „ 14 „ o. „ „ **jederseits**, statt „jederzeit".
„ 206 „ 6 „ u. „ „ **Untersuchungen**, statt „Untersuchung".
„ 217 „ 22 „ „ „ „ **wie X in Fig. 6.**

geschichte des Zwerchfells nicht vollständig kenne."

Seitdem diese Worte niedergeschrieben wurden, gab es lange Zeit nur vereinzelte Versuche diese Frage zu lösen, jedoch ohne bemerkenswerthe Resultate. Erst in den letzten 3 Jahren begann die in Rede stehende Aufgabe die Embryologen mehr zu interessiren, besonders wegen ihrer Bedeutung für die vergleichende Anatomie.

In der kurzen Uebersicht der von uns unten mitzutheilenden Literatur werden wir die Angaben in Betreff der Säugethiere und Vögel zusammen anführen, da beide nur schwer zu trennen sind. Wie wir sehen werden, ist die Aehnlichkeit für beide Klassen ziemlich vollkommen, obgleich nicht so gross, wie einige Autoren

glauben wollen. Die Literatur für Fische und Batrachier führen wir in einem besonderen Abschnitte auf.

Baer sagt in seinem klassischen Werke über die Entwickelung des Pericardiums folgendes: „Die ersten Spuren des Herzbeutels sind beim Huhn am 5. Tage als eine Schichte von durchsichtigem Stoff auf dem Herzen zu sehen, der äussere Theil des Herzbeutels wird eine ähnliche Bildungsweise haben.“ [1]) Bei der Beschreibung der Erscheinungen am 19. Tage bemerkt er nur: „Unter den Lungen ist die Haut, welche die Stelle des Zwerchfells der Lage nach vertritt, völlig ausgebildet und verhältnissmässig fest“ [2]).

Wichtig als erste Lösung der uns hier beschäftigenden Fragen ist besonders Nachstehendes:

„Wenn, sagt v. Baer, das Herz unter der Rachenhöhle liegt und die Masse, welche sich zum Herzen bilden soll, sich concentrirt, muss zwischen ihm und der untern Wand des Halses (und der hintern Kopfgegend) ein hohler Raum entstehen, der eine seröse Bekleidung erhält. Diese Bekleidung nur wird das Herz auf seiner Wanderung mit sich nehmen, da sie auch ihm anhaftet“ [3]).

Besonderes Interesse bietet weiter v. Baer's Meinung über die Entstehung des Zwerchfells:

„Aber der Raum, dessen Auskleidung ursprünglich der Herzbeutel ist, muss von der Bauchhöhle getrennt sein“; (es geschieht dieses nach ihm folgendermassen): „Die Bauchhöhle entsteht, indem das animale Blatt sich vom vegetativen trennt, diese Trennung aber nur bis an die Rachenhöhle reicht. Von hier ab ist die Sonderung vielmehr unterhalb der Rachenhöhle, nicht zur Seite derselben, indem das Gefässblatt sich selbstständig zum Herzen entwickelt und unter sich einen unerfüllten Raum lässt. Wo aber die Herzschenkel liegen, oder die späteren venösen Querstämme, scheint gar keine Trennung zu erfolgen, sondern eine Scheidewand zwischen der Höhle für das Herz und der Bauchhöhle zu bleiben, wie sie in den Fischen das ganze Leben hindurch verharrt. Und diese Scheidewand, ist sie nicht die erste Spur des Zwerchfells, dessen fernere Bildungsgeschichte freilich wegen seiner Be-

1) Baer: Ueber die Entwickelungsgeschichte der Thiere. I. Theil. 1828 pag. 101.

2) pag. 136.

3) II. Theil 1837. p. 228 und ff.

festigung an den letzten Rippen und an den Lendenwirbeln unverständlich bleibt? wenn wir nicht die Frage aufwerfen, ob nicht die seröse Bekleidung der Bauchhöhle beim Zurücktreten des Herzens und dem Hervortreten der Lungen sich von der Wand der Bauchplatten löst, so weit sich Rippen entwickelt haben, und erst nach dieser Lösung oder während derselben eine muskulöse Bekleidung erhält? Da das Herz schon mit einer Hülle in die Rumpfhöhle tritt, das Zwerchfell aber zurück weicht, so müssen nothwendig auch die Lungen und die Räume, in die sie sich verlängern, seröse Ueberzüge erhalten."

Wie wahr haben sich alle diese Voraussetzungen des grossen Embryologen erwiesen!

Remak bestimmte als der Erste die wirkliche Anlage der Pericardialhöhle: die „zwischen beiden Schichten befindliche Lücke (die Kopfplatte spaltet sich im Bereiche des Vorderdarms) oder Höhle (Halshöhle, Herzhöhle) ist später das oberste Ende der Brusthöhle." [1]) Aber in seiner Begründung der Theorie der Keimblätter vernichtete er die Voraussetzung v. Baers von der Zwerchfellanlage. Nach ihm „beginnt die Spaltenbildung im Rumpftheile von der an den Urwirbeln liegenden Stelle an, gelangt rasch an die Peripherie und bildet die Fortsetzung derjenigen Spaltung, welche noch früher im Kopftheile beginnt und die Pleuroperitonealhöhle ist" [2])

His [3]) beweist viele Jahre später thatsächlich die von Baer vorausgesetzte Existenz einer Brücke zwischen beiden Blättern des Mesoblasten beim Huhn und hält sie für die Zwerchfellanlage: „Die beiden Schichten der animalen Muskelplatte verbinden sich sonach mit einander längs einer schräg von innen und vorn nach hinten und aussen laufenden Linie. Es erfährt hierdurch die Parietalhöhle — so nennt His bekanntlich den das Herz beim Embryo bergenden Raum — einen hinteren Abschluss gegen die Bauchhöhle hin, und dieser, durch Bestandtheile der animalen Muskelplatte vermittelte Abschluss muss als Anlage des Diaphragma betrachtet werden." Er giebt jedoch keine hinreichenden Beweise dafür und fügt nur hinzu: „Es kann befremden, dieses Organ im

1) Remak: Untersuchungen über die Entwickelungsgeschichte der Wirbelthiere S. 27.

2) S. 29. l. c.

3) His: Die Entwickelung des Hühnchens im Ei. 1868. S. 120.



obersten Abschnitt des Halses angelegt zu finden, allein es theilt dies Schicksal mit allen Organen, die an dasselbe anstossen, mit dem Herzen, mit der Lunge und mit der Leber." Bezüglich der späteren Entwickelungsstadien beschreibt er das „Diaphragma als einen Trichter, dessen nach rückwärts gekehrte Spitze die Lungen umschliesst und in den Dorsaltheil des Embryo vorragt, während die an der Leibeswand befestigte Basis im Halstheil liegt. Es ist nicht unwahrscheinlich, dass der angeheftete Rand des Diaphragma bei seiner Rückwärtsschiebung durch successive Ablösung der innersten Schicht der unteren Hals- und Brustwand sich vergrössert"[1]).

Kölliker[2]) erwähnt bei der Beschreibung des Hühnerembryo mit keinem Wort diese frühe Sonderung der das Herz enthaltenden Höhle von der übrigen Rumpfhöhle. Beim 10tägigen Kaninchenembryo fand Kölliker eine Verwachsung beider Mesoblastplatten etwas nach hinten von der vorderen Darmpforte; aber, von dem Princip ausgehend, dass alle vorderen Theile des Embryo spätere Entwickelungsstadien der dahinter liegenden sind, und nicht im Stande diese Verwachsung in den letzteren aufzufinden, folgerte er, dass dieselbe sich erst später entwickelt. Die Bedeutung dieser Verwachsung sieht er in der dadurch bedingten Schliessung der Peritonealhöhle[3]).

Ausserdem befindet sich nach Kölliker etwas nach vorne eine Verbindung der seitlichen Theile des Herzens mit der seitlichen Leibeswand, da, wo diese eine starke Vene (V. jugularis) enthält.

„Ich nenne, sagt Kölliker, diese Substanzbrücke, die natürlich dem mittleren Keimblatte angehört und wahrscheinlich als eine ursprüngliche Bildung anzusehen ist, Mesocardium laterale und lege auf dasselbe Gewicht, da es einmal zur Ueberführung von Gefässen aus der Hautplatte zum Herzen dient, und ausserdem den untersten Theil der Halshöhle in drei Räume scheidet, die ich die hinteren und vordere Parietalhöhle nenne"[4]).

Die Vorstellung von dem Verhältniss des Mesocardium laterale zur eben beschriebenen Verwachsung der Mesoblastplatten ist in folgenden Worten ausgesprochen: „Uebrigens verdient Beachtung,

1) S. 150. l. c.

2) Kölliker: Entwickelungsgesch. des Menschen und der Thiere. 1879.

3) S. 281. Fig. 201 und 202.

4) S. 295.

dass auf dieser Stufe noch ein Rest des Mesocardium laterale in der Brücke sich erhalten hat, die in der Gegend der Nabelvene von der Hautplatte zur Darmfaserplatte sich erstreckt"[1]). Wir führen diese Stelle so ausführlich an, weil später His das Mesocardium laterale Kölliker's für eine, mit seiner oben beschriebenen Zwerchfellanlage des Hühnchens identische Bildung gehalten hat. Kölliker selbst aber spricht weder von der Anlage, noch von der Entwickelung des Zwerchfells. In Betreff des Pericardiums beim Kaninchen finden wir bei ihm folgendes: „Es findet sich hier innerhalb des Mesoderma eine Spalte, die der Parietalhöhle oder Halshöhle des Hühnchens entspricht, welche das Herz umschliesst, mit dem grossen Unterschiede jedoch, dass die Parietalhöhlen des Kaninchens anfänglich weit von einander getrennt sind"[2]). Indem er die weitere Entwickelung des Herzbeutels für unbekannt erklärt, fügt er noch hinzu: „doch möchte soviel unzweifelhaft sein, dass derselbe nach Analogie des Peritoneum und der Pleura aus der Darmfaserplatte des Herzens in loco sich bildet und nichts, als die äusserste Schicht der Herzanlage und die innerste Lamelle der primitiven, das Herz einschliessenden Höhle ist"[3]).

Bis hierher wurde, wie man sieht, die Frage von der Entwickelung der in Rede stehenden Membranen fast nur auf dem Wege der Voraussetzung zu lösen versucht, und wurden kaum Thatsachen beigebracht, welche diese oder jene Meinung zu stützen im Stande waren.

Angesichts dieses Mangels an embryologischen Daten schien es geboten, zu anderen Wegen seine Zuflucht zu nehmen. Faber[4]) sammelte 11 (darunter zwei von ihm selbst beobachtete) Fälle verschiedengradiger Defecte des Herzbeutels des Menschen und suchte daraus zu ermitteln, wie diese Membran sich entwickeln könne: „So entsteht, sagt er, der Herzbeutel aus einer Duplicatur der gemeinsamen Herz und Lunge überkleidenden Serosa der linken Brusthöhle. Diese erhebt sich von der Pars mediastinalis zuerst gegenüber der Basis des Herzens, speciell gegenüber dem rechten Vorhof. Während sich gleichzeitig fibröses Gewebe zwischen die

1) S. 297 und 298.
2) S. 290.
3) S. 915.
4) Virchow's Arch. Bd. 74. S. 179.

beiden Blätter der Duplicatur hereinschiebt, wächst dieselbe zuerst vorwiegend in der Richtung der Längsaxe des Herzens, sodann aber in die Höhe in der Art, dass sie das Herz in der Richtung von rechts unten nach links oben umwächst; dabei geht der Herzbeutel jene Verbindungen mit dem Zwerchfell ein, die ihn in seiner Lage fixiren." Wie wir sehen werden, war dieser Versuch misslungen und schon Kölliker wendet ein: „Derselbe übersieht, dass die Pericardialhöhle lange vor den Lungen entsteht, dass ferner der Herzbeutel zu einer Zeit, wo die Lungen noch hinter dem Herzen liegen, bereits gebildet ist, endlich, dass die Wirbelthiere, die der Lungen ermangeln, doch einen Herzbeutel besitzen" [1]).

Seessel[2]) zeigte in Uebereinstimmung mit Kölliker und gegen His, dass beim Hühnchen schon in der Mitte des 4ten Tages „etwas höher, als dies in den vorigen Stadien der Fall war," sich „die eigentliche Brusthöhle von der Pericardialhöhle" abtrennt, „während sie nach unten zu direct in die Bauchhöhle übergeht;" und „ein Diaphragma existirt zu dieser Zeit entschieden nicht."

Die erste vollständige Bearbeitung unserer Aufgabe auf Grund von allerdings nicht ausreichenden Thatsachen gab Cadiat[3]). In kurzen Worten ist sein Ergebniss folgendes:

„Auf den bezüglichen Querschnitten von Kaninchenembryonen (1 cm Länge) ist eine Querwand zu sehen, welche die Pericardialhöhle von der Höhle, wo der Darmkanal angelegt ist, scheidet; beim Hühnchen beginnt diese Scheidung vom zweiten Tage an und jedenfalls unterliegt es nach Cadiat keinem Zweifel, dass, noch ehe Lunge und Pleura sich entwickelt haben, das Herz schon von der Peritonealhöhle isolirt ist.

Die Entstehung dieser Scheidung wird einerseits durch die Vergrösserung des Kopfendes des Embryo, begleitet von einer Krümmung desselben, andererseits durch die Vergrösserung des Herzens neben Verlängerung des Darmkanals, erklärt. Als Resultat der Gleichzeitigkeit beider Processe ergiebt sich eine Vorschiebung des Herzens in das Kopfende des Embryo. Auf Längsschnitten

---

1) l. c. p. 1018.

2) Seessel: Zur Entwickelungsgesch. des Vorderdarms. Archiv für Anat. und Entw. 1877.

3) Cadiat: Journal de l'Anatomie et de la Physiol. norm. et pathol. par Robin 1878.

bildet das Diaphragma beim 46stündigen Hühnchen einen Theil des Mediastinum zwischen dem Darmrohr und dem Herzen, und schon a priori, sagt der Verfasser, kann man annehmen, dass der Horizontaltheil der genannten Querwand die fibröse Schicht des Pericardiums und der aponeurotische Theil des Diaphragmas ist, und bringt dann als Beweis einen Längsschnitt eines Schafes von 8 mm bei, an dem er eine vollständig entwickelte Scheidewand sieht, welche das Herz von der Leber und der Peritonealhöhle trennt. Die weitere Entwickelung des Pericardiums wird durch die Vergrösserung der Pleurahöhle erklärt und auf den Querschnitten ist zu sehen, wie die Anfangs erwähnte Scheidewand, welche die Pericardialhöhle von der Dorsalseite begrenzt, mehr und mehr mit ihrem einen Ende zur Ventralwand rückt, während das andere an ihrem Platze verbleibt; es ergiebt sich daraus eine besondere um das Herz gelagerte Membran: das Pericardium.

Ungeachtet der scheinbaren Vollständigkeit der Untersuchung sind auch hier nur wenige Thatsachen vorgebracht, so dass der Autor sogar zu einer augenscheinlichen Voraussetzung seine Zuflucht nehmen musste, zur Gleichsetzung des Hühnerembryo mit dem Schafembryo, um die weiteren Entwickelungsstadien des ersteren zu erklären. Der Verfasser giebt viele schematische Figuren, diese dienen aber immer nur zur Erläuterung seiner Vorstellungen, beweisen diese selbstverständlich aber durchaus nicht.

So konnte Balfour, selbst nach dem Erscheinen der umfangreichen Arbeit Cadiat's, über den Stand unserer Frage sich äussern [1]: „Die Bildungsweise des Zwerchfells ist nicht hinlänglich genau untersucht, jedenfalls scheint mir die neuerdings von Cadiat gegebene Schilderung derselben keineswegs genügend zu sein." In Betreff der Entwickelung des Pericardiums drückt sich Balfour entschiedener aus und stimmt in Betreff der ersten Stadien Kölliker nahezu bei, hält es jedoch für unwahrscheinlich, dass das horizontale Septum (Mesocardium laterale) sich vor der Bildung der Leber vollkommen schliesse, wie es Kölliker annimmt. Wie dem auch sei, so bildet in den nachfolgenden Stadien das horizontale Septum die Dorsalwand der Pericardialhöhle. Die weitere Entwickelung der Pericardialhöhle aber besteht hauptsächlich in

1) Balfour: Handbuch der vergleichenden Embryologie. Deutsch von Vetter. II. Bd. 1882. S. 566.

der Vergrösserung der über der Pericardialhöhle gelegenen Abschnitte der Leibeshöhle, welche theils durch Verlängerung des Mediastinum posterius, noch mehr aber dadurch zu Stande kommt, dass sich die beiden Abtheilungen der Leibeshöhle, welche die Lungen enthalten, ventral rings um die Pericardialhöhle herum ausbreiten“ [1]).

Was sehen wir nun nach Allem diesen gewonnen? Ungeachtet einiger sicher gestellten Thatsachen, bleiben in der Frage über die Entwickelung von Zwerchfell und Pericardium, obgleich sie in allgemeinen Zügen gelöst erscheint, noch viele Lücken; die Details sind nicht geordnet, und wir haben daher keine klare Vorstellung von dem Entwickelungsgange dieser Membranen.

His erklärt die Entwickelung der in Rede stehenden Theile mit Recht für einen der schwierigsten Gegenstände der Embryologie und tritt in seinen neuesten Arbeiten [2]) eingehend an die Lösung des Problems heran. Er hält (s. oben) Kölliker's Mediastinum laterale für identisch mit seiner Zwerchfellanlage des Hühnchens, die Meinung Cadiat's und Kölliker's aber von der ursprünglichen Communication der Parietalhöhle mit der allgemeinen Leibeshöhle für nicht genügend bewiesen; er giebt indessen zu, dass seine frühere Meinung, diese Höhlen seien vollkommen gesondert, nur auf einer Voraussetzung basirt gewesen sei. Er hat sich neuerdings aus den Untersuchungen Seessels persönlich von der Communication dieser Höhlen unter einander überzeugt, fügt jedoch hinzu [3]): „Ich habe meine Durchschnittsreihen von Hühnerembryonen nochmals genau geprüft und kann mich von einem ursprünglichen Zusammenhang von Parietalhöhle und Rumpfhöhle nicht überzeugen.“ His' eigene Untersuchungen haben gezeigt, dass bei der Bildung des Zwerchfells das von ihm sogenannte Septum transversum die Hauptrolle spielt. Was darunter zu verstehen sei, wird alsbald bei der Darstellung des Entwickelungsganges genau angegeben werden. His selbst definirt dieses Septum als „diejenige Substanzplatte, aus der die Rückwand der Parietalhöhle besteht und welche in frontaler Richtung von einer Seite des Rumpfes zur andern sich erstreckt und an der von hinten her die Darmwand, von vorn her der

1) S. 565.

2) His: Anatomie menschl. Embryonen. 1880.

3) S. 133.

Herzvorhof anhaftet." Er nennt diese Platte auch geradezu „primäres Zwerchfell." „Innerhalb des Septum transversum treten die beiden Cuvier'schen Gänge zum Vorhofsinus. Soweit das Septum transversum reicht, scheidet dasselbe die Parietalhöhle von den beiden Rumpfhöhlen." Wir haben also in dieser Arbeit eine factische Bestätigung der Vorstellungen, welche sich Cadiat von dieser Gegend gebildet, aber selbst noch unbewiesen gelassen hatte. In einer andern Arbeit [1]) untersucht His die anfängliche Entwickelung des Zwerchfells bei jungen Kaninchenembryonen und identificirt sein Septum transversum mit Kölliker's Mesocardium laterale und Cadiat's cloison mésodermique. Der Vergleich der vom Verfasser selbst angeführten Abbildungen überzeugt uns jedoch unzweifelhaft von der Identität seiner Zwerchfellanlage beim Hühnchen nur mit dem, was Kölliker als „Reste des Mesocardium laterale" bezeichnet. Das Mesocardium laterale verbindet, wie oben angegeben wurde, die Hautplatte mit dem Herzen und führt Gefässe unmittelbar aus der ersteren in das letztere; nach His jedoch, wie das sehr schön auf der schematischen Figur dargestellt ist, geht die Vene aus dem äusseren Blatte in das Herz nicht direct, sondern biegt sich um die Aussenwand des Embryo herum, so dass wir wiederum keine volle Identität der von beiden Autoren beschriebenen Bildungen haben, und His fügt wahrscheinlich darum auch hinzu: „Unter Septum transversum werde ich übrigens bei der nachfolgenden Darstellung immer die gesammte Substanzschicht verstehen, soweit sie die beiden Seitenwandungen des Leibes mit einander und mit der Vorderwand verbindet".

Ueber die weitere Entwickelung der Zwerchfellanlage haben wir bisher keine positiven Daten.

Die Entwickelung hauptsächlich des Zwerchfells zu verfolgen, die Lücken auszufüllen, und einige in der Literatur bestehende Widersprüche aufzuklären, soll nun die Aufgabe der vorliegenden Untersuchung sein, für deren Anempfehlung wir Herrn Professor Waldeyer unsern aufrichtigsten Dank aussprechen; denn es ist kaum eine andere Specialfrage der Embryologie zu finden, die so eng mit der allgemeinen Entwickelung des Gesammtkörpers zusammenhinge und so sehr in das Gebiet der Embryologie der Vertebraten einführte, wie die vorliegende.

1) His: Mittheil. zur Embryol. des Menschen und der Säugethiere. Arch. f. Anat. und Entwicklungsgesch. von His und Braune 1881.

I. Säugethiere.

Die Entwickelung des Herzbeutels und des Zwerchfells habe ich in lückenloser Folge nur beim Kaninchen untersucht; bei einigen anderen Säugethieren wurde nur ein oder das andere Entwickelungsstadium studirt, wie es die erhaltenen Embryonen darboten.

Die Untersuchungsmethode bestand fast ausschliesslich im Studium von Schnittserien. Die Embryonen wurden in ein Gemisch von Spermacet, Wachs und Ricinusöl eingeschmolzen und trocken mit dem Long'schen Mikrotome geschnitten.

Dies Verfahren ist für topographische und Schnittfolge-Beobachtungen von grossem Werthe[1]).

Die Altersbestimmung der Embryonen, welche wir vom hiesigen Kaninchen-Markte bezogen, konnte leider nur nach dem Ergebnisse der Messungen ausgeführt werden, wozu ich die Kölliker'sche Tabelle[2]) benutzte.

Gemessen wurden die in Weingeist gehärteten Embryonen, und zwar deren grösste Länge in natürlicher Krümmung.

Behufs der Erleichterung der Beschreibung mag der Entwickelungsprocess des Herzbeutels und des Zwerchfells sammt dem des Coeloms in 5 Perioden eingetheilt werden:

1. Die Bildung der primitiven Pericardialhöhle.
2. Die Bildung des Primitiv-Diaphragmas.
3. Die Scheidung des Coelom's in die geschlossene primitive Pericardial- und die Pleuroperitonealhöhle.
4. Die Scheidung der letzteren in Pleural- und Peritonealhöhle.
5. Die Verschiebung dieser drei Höhlen bis zur Herstellung ihrer bleibenden Lage.

---

1) Unter einem Deckgläschen von 21 × 26 mm finden 42 Querschnitte eines 9tägigen Embryo Platz. Zu noch grösserer Bequemlichkeit kann man mehrere Deckgläschen auf einem Objectträger grossen Formates legen, so dass z. B. auf einem Objectträger bis 100 aufeinander folgende Schnitte eines Kaninchen-Embryo von 9 mm untergebracht werden können.

2) Entwickelungsgeschichte etc. 1879. p. 426.

Erste Periode.

Bildung der primitiven Pericardialhöhle.

Der jüngste untersuchte Embryo hatte 4 Segmente. Der Mesoblast desselben ist am Kopfende eine verhältnissmässig schmale Platte, die nach hinten zu breiter wird; er besteht aus einem Mediantheil (His' Wurzelstück) und Seitentheilen, welche letztere schon eine Spalte, das primitive Coelom, zeigen. In einer gewissen Ausdehnung findet man im Coelom Durchschnitte der Dottervene, welche das Coelom in einen vordern, diese Vene enthaltenden Theil, und einen hinteren venenlosen scheiden lassen.

Der vordere Theil des Coelom's hat ungefähr eine Cylinderform (Kreisform auf den Querschnitten) und nimmt den ganzen Seitentheil des Mesoblasten ein, der also nur insoweit vorhanden ist, als er die Wandungen des Coelom's bildet. Von den Letzteren nennen wir nach His' Vorgang die eine „Dorsal-" die andere „Ventralwandung" (Platte) [parietale und viscerale Seitenplatte (Götte), Somatopleura und Splanchnopleura (Balfour)]. — Die Ventralplatte ist merklich dicker, als die Dorsalplatte und ist in der Mitte, der Längenrichtung nach, durch das Endothelrohr der Dottervene in die Coelomhöhle eingestülpt.

Ein lumenführendes Endothelrohr dieser Vene existirt jedoch nur in dem vorderen Theile des Coeloms; im hinteren finden wir statt dessen ein Häufchen sich stark färbender Zellen ohne Spur von Lumen. Dieses Häufchen steht gewöhnlich im Zusammenhange mit Zellen, die in Form einer unterbrochenen Schichte zwischen dem übrigen Theile der Ventralplatte und dem Hypoblasten liegen (Gefässblatt Autt.).

Der hintere Theil des Coeloms hat die Form einer sehr engen Spalte, jedoch bei weitem nicht auf allen Querschnitten; je weiter man nämlich nach hinten kommt, desto öfter findet man die Spalte durch dünnere oder dickere Querleisten unterbrochen, welche Reste eines früheren Zusammenhanges beider Platten zu sein scheinen; sie sind sehr unregelmässig gelagert. Die Dicke der beiden Platten bietet hinten keinen merklichen Unterschied.

Das folgende Entwickelungsstadium beobachteten wir an einem Embryo mit 7 Segmenten, der ganz dem von Kölliker be-

schriebenen $8^1/_2$tägigen entspricht. In diesem Stadium ist das Coelom bedeutend weiter, und sein vorderer Theil zeichnet sich dadurch aus, dass die Ventralplatte den grösseren Theil der Peripherie der Dottervene umringt; die Vene selbst ist schon in ihrer ganzen Ausdehnung hohl. Ferner ist dieser vordere cylinderförmige Theil des Coelom's, in Folge einer Erweiterung des früher spaltenförmigen Theiles, bedeutend nach hinten verlängert. Dieser neu hinzugekommene Theil des cylinderförmigen Coeloms unterscheidet sich von dem im vorigen Stadium bereits vorhandenen dadurch, dass er nicht die ganze Ausdehnung der Seitenplatten in transversaler Richtung einnimmt, sondern nur den mehr medianwärts gelegenen Theil derselben, so dass das äusserste Ende des Mesoblasten ungespalten, in Form einer dünnen Platte, zwischen Epi- und Hypoblast liegt. Ein Unterschied im Verhalten der Zellen zwischen dem coelomführenden und coelomfreien Theile des Mesoblasten ist nicht vorhanden.

Der spaltenförmig gebliebene hintere Theil des Coeloms ist wenig verändert; nur sind die den Spalt durchsetzenden Brücken seltener geworden. Am Kopfende ist die Ventralplatte dicker als die Dorsalplatte; je weiter nach hinten, desto mehr ändert sich dieses Verhältniss und wird in dem spaltenförmigen Theil zum umgekehrten: die Dorsalplatte besteht hier schon aus 2 bis 3 unregelmässig gelagerten Reihen von Zellen, die Ventralplatte dagegen besteht nur aus einer Zellenschicht.

Nach dieser übersichtlichen Skizze des ersten Entwickelungsstadiums lassen wir eine etwas genauere Beschreibung der einzelnen Regionen des primären Coeloms folgen, wie wir sie bei einem dritten Embryo von 9 Tagen gefunden haben, dessen Alter genau bestimmt werden konnte. Diesen Embryo, der uns das typische Bild der von uns aufgestellten ersten Entwickelungsperiode lieferte, gewannen wir von einem Kaninchen 9 Tage nach der Copulation des Thieres. Das Thier hatte schon längere Zeit vor dieser Copulation geboren [1]).

1) Es scheint mir nach meinen Erfahrungen nicht gleichgültig für die Entwickelung der Embryonen bei Kaninchen (und wohl auch anderen Thieren) zu sein, ob die befruchtende Begattung alsbald nach dem Gebären stattfindet oder erst längere Zeit nachher. Im ersteren Falle, wenn also der noch puerperale Uterus schon wieder concipirt, scheint mir die Entwickelung der Eier, resp. der Embryonen, wenigstens in der ersten Zeit, rascher (etwa um

Die Querschnitte dieses Embryo entsprechen so sehr den Zeichnungen des 8tägigen Embryo von His[1]), dass meine noch vor der Publication der genannten His'schen Arbeit gemachten Zeichnungen nicht nur in der Form, sondern sogar in der Grösse sich mit den His'schen vollkommen decken. Die ausführliche von His gegebene Beschreibung des Embryo überhebt uns der Nothwendigkeit, dasselbe zu thun. Dennoch führen wir, der Vollständigkeit halber, einige Daten an, die unseren Embryo von dem von His beschriebenen unterscheiden:

Verfolgt man die Querschnitte in der Richtung von hinten[2]) nach vorne, so treffen wir auf eine lange Strecke ein symmetrisches, spaltenförmiges Coelom. Auf dem 72. Querschnitte zeigt sich rechts eine Verwachsung beider Seitenplatten in Form einer ziemlich breiten Brücke, links wird dasselbe vom 87. Querschnitte an bemerkbar. Wir werden diese wichtige Brücke im Folgenden stets als „Verwachsungsbrücke" bezeichnen. Lateral von der Verwachsungsstelle setzen sich die beiden Platten fast unverändert fort, wir haben daher beiderseits einen lateralen, so zu sagen offenen, und einen medianen, blind geschlossenen Theil des Coeloms (cfr. Fig. 1. Coel. off. u. Coel. cyl.).

Es hält nicht schwer sich zu überzeugen, dass die Verwachsungsbrücke (Verw. Br. Fig. 1) hauptsächlich durch dorsale Vorwölbung der Ventralplatte entsteht und dem Orte entspricht, wo sich zwischen der genannten Platte und dem Hypoblast das Lumen der Vena Omphalo-mesenterica vorfindet (cf. Fig. 2. Verw. Br. rechts u. D. Vene).

Auf dem nach vorn folgenden Querschnitte zeigt sich der Coelomspalt lateralwärts abgeschlossen, wie auch bereits bei Beschreibung des Embryo II (mit 7 Segmenten) angegeben wurde.

Die Ventralplatte ist hier scheinbar an derselben Stelle verblieben, während die Dorsalplatte sich zu ihr hingebogen hat

24 Stunden) vor sich zu gehen, als im zweiten Falle. Eine Erklärung hierfür liegt nahe. Die Beachtung dieses Umstandes ist aber nicht unwichtig, wenn man die Angaben verschiedener Autoren unter einander vergleichen will.

1) Archiv für Anatomie und Entwickelungsgeschichte von W. His und W. Braune 1881.

2) Wir bedienen uns folgender Orts- und Lagebezeichnungen: vorn = kopfwärts, hinten = schwanzwärts; ferner: ventral und dorsal, resp. ventralwärts und dorsalwärts, lateral und median.

(cf. Fig. 2 Lat. Wd.). Wir nennen diese umgebogene Partie der Dorsalplatte, welche einen lateralen Abschluss des Coeloms bildet, „Lateralwand des Coeloms“ und halte ich dieselbe nicht für eine Neubildung, sondern für die Stelle, wo beide Seitenplatten von Anfang an verwachsen bleiben, so dass lateralwärts davon sich niemals ein Coelomspalt bildet. (vgl. z. B. Kölliker's Fig. 210 Entw.-Gesch.)

Auf den folgenden Querschnitten vergrössert sich rasch das Lumen der beiden Dottervenen und nähert sich der Medianlinie, wobei die eben beschriebene Verwachsungsbrücke (Verw. Br. in Fig. 2, s. a. 3) schwindet, so dass wieder beiderseits nur ein einheitlicher Coelomraum vorhanden ist (siehe Fig. 3, Coel.), in welchem an der Ventralwand der fast kreisrunde Durchschnitt der vena omphalo-mesenterica wie eingestülpt liegt. Fügen wir noch hinzu, dass sogleich, nachdem sich auf jeder Seite das Coelom geschlossen hat, lateral von demselben auf einigen Schnitten (obgleich nicht so deutlich wie im vorhergehenden Stadium) eine Fortsetzung des Mesoblastes in Form von Zellen zwischen Epiblast und Gefässblatt (Gef. Bl. Fig. 3) zu sehen ist. Ich erwähne dies, weil His die Existenz dieser lateralen ungespaltenen Mesoblastpartie bestreitet. Ich muss in dieser Beziehung Kölliker zustimmen, vgl. dessen Abbild. Entw. Gesch. Fig. 209 u. 210 mes. Ich erkläre diese Differenz daraus, dass der von His untersuchte Embryo weiter entwickelt war, als der Kölliker'sche.

Unmittelbar nach vorne von den angeführten Schnitten ändern sich dieselben rasch: das Coelom nimmt, hauptsächlich in sagittaler Richtung, an Umfang zu; die Durchschnitte der Vene nehmen eine mehr ovale Gestalt an und nähern sich von beiden Seiten der Medianlinie; ferner krümmt sich das Coelom von beiden Seiten ventralwärts in bekannter Weise zur Mittellinie hin, bis zur Verschmelzung in einen gemeinsamen Raum (cf. Figg. 3 u. 4).

Dieses geschieht sehr rasch, so dass, während auf dem 91. Schnitte erst der Anfang der Annäherung beider Hälften bemerkbar wird, auf dem 96. schon die Verschmelzung vollständig ist. Gleichzeitig lagern sich die Venenlumina an die mediale Seite des betreffenden Coeloms und bilden weiter vorn durch ihre Verschmelzung die Primitivanlage des Herzens (Sinus venosus, cf. Fig. 5 Sin. ven.). Nunmehr liegen sie im Dorsaltheil des Coeloms, an der Ventralwand des Vorderdarms. Um eine klare Vorstellung von der Con-

figuration der besprochenen Gegend zu erhalten, haben wir nach mikroskopischen Präparaten ein Wachsmodell hergestellt[1]) und erhielten die allgemein bekannte Form des Thieres in diesem Entwickelungsstadium, nämlich: ein spaltenförmiges, paariges Coelom, in dem hinteren flachen Theile lateralwärts offen, wird im vorderen Abschnitt röhrenförmig; beide Hälften vereinigen sich weiter vorn, indem sie einen Bogen von sehr grossem Radius bilden (Rand der Fovea cardiaca), und ergeben zusammen eine gemeinsame Höhle — die Parietalhöhle von His oder die Pericardialhöhle Cadiat's. (Pericd. Höhle Fig. 5.) Da die inneren Tegumente dieser Höhle und die äusseren der in ihr liegenden Organe später das Pericardium bilden, so geben wir der letzteren Benennung den Vorzug mit der Modification, dass wir sie als „primäre Pericardialhöhle" oder „Pericardialabschnitt des Coelom's" bezeichnen. Jedenfalls ist die Parietalhöhle von His nichts anderes, als das vorderste gemeinschaftliche Ende der beiden Hälften des Coelom's. In das Coelom ist das primitive Blutgefässsystem des Embryo eingestülpt, und bilden namentlich die beiden Venae omphalo-mesaraicae im vorderen, mehr cylinderförmigen Abschnitte des paarigen Coelom's je eine ventrodorsale Vorstülpung. Wie bemerkt, nähern sich beide Venen in ihrem Verlaufe nach vorn immer mehr der Mittellinie und zugleich der Dorsalwand des Coeloms. Da, wo sie sich zum primitiven Herzen vereinigen, verschmelzen auch beide Coelomhälften zur primären Pericardialhöhle. Das primitive Herz (Sinus venosus) geht somit nach hinten in 2 rückwärts und lateral auseinander gespreizte Schenkel, die Venae omphalo-mesentericae, aus, und sitzt, so zu sagen, mit diesen Venenschenkeln rittlings auf der fovea cardiaca. Diesem äusserst einfachen Verhältnisse entsprechen vollkommen die auf Sagittal-Schnitten erhaltenen Bilder (Figg. 27—29).

Der Medianschnitt (Fig. 27) zeigt den hinterwärts offenen Vorderdarm (V. Darm) und die nach hinten vollkommen abge-

1) Mit Hülfe der Camera lucida wurden (ähnlich wie es, glaube ich, zuerst von Born vorgeschlagen ist) Zeichnungen auf Wachsplatten gemacht, die Spalten und Lücken ausgeschnitten, die äusseren Contouren beschnitten, die den successiven Schnitten entsprechenden Wachsplatten in derselben Reihenfolge aufeinander gelegt und zusammengeklebt. Auf diese Weise wurde der grösste Theil der unten zu beschreibenden Entwickelungsstadien getreu nach den Präparaten reproducirt.

schlossene primitive Pericardialhöhle (Pericd. Höhle); dasselbe Bild geben die lateralwärts zunächst benachbarten Schnitte. Die seitlichen Schnitte, welche den Darm nicht mehr treffen (Fig. 28), zeigen den noch geschlossenen Pericardialabschnitt des Coeloms (Peric. Höhle) und auch den hinteren Abschnitt des Coeloms (Coel.), beide Hohlräume sind noch durch den in den Schnitt gefallenen betreffenden Seitenrand der Fovea cardiaca (S. W. fov. card.) von einander geschieden. Die ganz lateral gelegten Schnitte endlich (Fig. 29) zeigen eine continuirliche Coelom-Höhle, deren vorderer und hinterer Abschnitt (Coel. a. und Coel. p.) ohne Unterbrechung in einander übergehen. Der Ort der Vereinigung der Wände des paarigen Coelom's bildet den Boden (Hinterwand) der primitiven Pericardialhöhle und ist der Eingangsrand der fovea cardiaca; er stellt eine dünne kurze Membran dar, Septum transversum His (Sept. transv.), welche vom hinteren Ende der Ventralwand des Sin. venosus sich zum Eingange der Fovea cardiaca, i. e. zum Vorderdarm, hinzieht und so am Rande der Fovea cardiaca die Hinterwand des Sin. venosus bildet (s. Fig. 27). Wir unterscheiden — und es ist das wichtig für die Entwickelung des Diaphragma — an dieser Membran einen ventralen dickeren Theil (a) von einem dorsalen dünneren (b) Fig. 27 und 28. An den Seiten geht sie, entsprechend dem Rande der Fovea cardiaca, rückwärts und verschmilzt mit den Seitenwandungen des röhrenförmigen Theils des paarigen Coeloms.

Diese von His ausführlich beschriebene Membran wurde, wie notirt, von ihm Septum transversum oder primäres Zwerchfell benannt. — Die weiter unten mitzutheilenden Beobachtungen bestätigen vollkommen, dass ein Theil des künftigen Diaphragmas in der That aus dem Septum transversum, und zwar aus dessen eben erwähntem ventralen dickeren Theile (a Fig. 27 u. 28) sich entwickelt. Andererseits können wir jedoch nicht nach His' Vorgang das Septum transversum dem Mesocardium laterale Kölliker's (Entw. Gesch. p. 295 Fig. 214 ml. u. p. 297 Fig. 217) gleichstellen. Die wichtigste Charakteristik des Mesocardium laterale ist unstreitig die, dass durch diese Membran eine lateral gelegene Verbindung der Dorsalwand des Coelom's mit der Ventralwand gegeben wird[1]); diese Eigenschaft fehlt nun grade dem Septum transversum. Die Entwickelung des Mesocardium laterale geschieht

1) cf. Kölliker: Entwickelungsgeschichte 1879. p. 295.

erst später in der folgenden Periode, worauf wir an passender Stelle zurückkommen werden.

In der mittleren Region des Embryo haben zu der in Rede stehenden Entwickelungsperiode beide Seitenplatten fast gleiche Dicke; je mehr nach vorn, desto dünner wird die Dorsalplatte (parietale Platte), so dass dieselbe in dem röhrenförmigen Theile des Coeloms nur aus einer einzigen Zellenschicht besteht. Die Ventralplatte (viscerale Platte) behält ihre bedeutende Dicke bei und besteht noch im hinteren Theile der Pericardialhöhle aus 2 bis 3 Schichten, erst im vorderen Theile dieser Höhle werden beide Platten wieder gleich dick und bestehen nur aus je einer Zellenschicht.

Alle Querschnitte zeigen die Dottervene unter der Ventralplatte gelegen, wobei letztere natürlich entsprechend in die Coelomhöhle hinein gestülpt erscheint und, so zu sagen, eine äussere Wandung der Vene, die jedoch nie vollständig ist, bildet. Somit bleibt das Endothelrohr der Vene auf der dem Hypoblast zugekehrten Seite immer von der Ventralplatte des Mesoblasts frei (cf. Fig. 2, 3. D. Vene und Gef.-Bl.) und es stehen an diesem Ort ihre Endothelzellen stellenweise mit dem dünnen Gefässblatte im Zusammenhange.

Hält man die beiden eben erwähnten Thatsachen fest, so ist leicht zu verstehen, dass das Septum transversum keine continuirliche Mesoblastmembran darstellt, sondern (vgl. Fig. 27 Gef.-Bl.) in der Mitte durch den Zusammenhang des Sinus venosus mit dem Gefässblatte unterbrochen ist.

Die äussere Schichte der Membran wird vom Hypoblasten gebildet (Fig. 27), die innere besteht in ihrem mittleren Theile nur aus Zellen des Gefässblattes, die in das Endothelium des Venensinus übergehen (s. Fig. 27, Sept. transv.).

Es sei hier noch einiger Eigenthümlichkeiten im Verhalten der bisher betrachteten drei Embryonen gedacht, die nur in entferntem Zusammenhange mit unserm Thema stehen.

1. Im vorderen Abschnitte des älteren Embryo III, der als Typus für unsere erste Entwickelungsperiode diente, ist das sogenannte Wurzelstück des Mesoblasten (dessen medialer Theil) viel schmäler in der medio-lateralen Ausdehnung, als bei den jüngeren Embryonen. Wahrscheinlich hängt diese Erscheinung mit den Lage-Verschiebungen zusammen, die die betreffende Gegend beim Schlusse des Medullarrohres erleiden muss.

2. War bereits vorhin die Rede von einer Differenz zwischen His und Kölliker bezüglich der Existenz eines ungespaltenen lateralen Mesoblast-Abschnittes. Kölliker nimmt auf der unserm Embryo III entsprechenden Entwickelungsstufe einen solchen an, während His ihn vermisst. Wir haben oben diese Differenz aus den verschiedenen Entwickelungsgraden der betreffenden Embryonen zu erklären gesucht. Das Thatsächliche anlangend, müssen wir Kölliker zustimmen. Es setzt sich auch bei unserm Embryo III noch vom lateralen Ende des Coeloms (auf Querschnitten) ein ungespaltener Theil des Mesoblasten fort; die Zellen desselben flachen sich indessen bedeutend ab und färben sich nur schwach, so dass sie nicht leicht unterscheidbar sind.

3. Die Seitenplatten des Mesoblasten, welche den geschlossenen Theil des Coeloms bilden, enthalten in dieser Periode gerade die meisten Zellen mit karyokinetischen Figuren, und zwar mehr in dem medianen Theile des röhrenförmigen Coeloms, als in der Dorsal- und Ventralwandung.

Zahlreiche Kernfiguren treffen wir auch in der Lateralwand und an dem Rande der Fovea cardiaca, so dass hier diese Zellen so zahlreich sind, wie scheinbar nirgends anderswo während des ganzen embryonalen Lebens, und ein Vergleich nur etwa mit der Innenschicht der Medullarröhre in den folgenden Perioden möglich ist. An den genannten Stellen der Coelomwand ist es durchaus keine Seltenheit, auf einem dem Seitenrande der Fovea cardiaca entsprechenden Schnitte 3 bis 4 nebeneinander liegende Zellen mit Karyokinese anzutreffen. Der ursprünglich compacte Mesoblast beginnt in seinen Seitentheilen vom Vorderende an sich zu spalten, diese Spaltung geschieht, wenigstens im Hintertheile, nicht in der Richtung von der Medianlinie zur Peripherie, sondern gleichzeitig längs der ganzen Frontalfläche des Embryo gleichsam in Form eines Abhebens der gesammten Dorsalplatte von der Ventralplatte, wobei Anfangs stellenweise Querbalken[1]) übrig bleiben. Der Vergrösserungsprocess des so entstandenen Coeloms geht im Vordertheile sehr rasch vor sich; dagegen bleibt im Hintertheile der Spalt fast stationär.

Im Vordertheile macht die Ventralplatte eine Biegung in die Höhle hinein und schafft damit einen Raum für die Dottervene. Darauf fängt die Ventralplatte in der Richtung ventralwärts und zur Medianlinie des Embryo zu wachsen an, ohne dass jedoch dabei der ganze Embryokörper sich ventralwärts von den Seiten her biegt. Die Dorsalplatte behält ihre ursprüngliche plane Lage bei und dieses Wachsthum der Ventralplatten endet mit ihrer Vereinigung und der Verschmelzung der beiden Coelomhöhlen in die gemeinsame Höhle des Primitivpericardiums. Diese Verschmelzung geschieht in der Vorderwand der Fovea cardiaca. Eine ähnliche Verschmelzung erleiden die Lumina der beiden Dottervenen und bilden damit die gemeinsame Höhle des

1) Eine der von His für das Hühnchen beschriebenen ganz analoge Erscheinung.

Primitivherzens, den Sinus venosus. Das Resultat dieser Vorgänge ist nothwendig die Schliessung des vorderen Hypoblastabschnittes zum Vorderdarm.

Somit ist die Bildung des primitiven Herzens mit der des primitiven Pericardialraumes aufs Engste verknüpft; beide Vorgänge bedingen offenbar einander bis zu einem gewissen Grade. Wie die primitive Herzhöhle nach hinten in die beiden divergirenden Dottervenenlumina sich fortsetzt, so die primitive Pericardialhöhle in die paarigen lateralen Coelomschenkel.

Was die erste Vereinigungsstelle der paarigen Coelomschenkel betrifft, so halte ich es für wahrscheinlich, dass diese dem vordersten Bezirke der primitiven Pericardialhöhle entspricht und Anfangs hier nur in einer ganz kleinen Ausdehnung (von vorn nach hinten gerechnet) erfolgt. Bei der Vergrösserung der Pericardialhöhle nach hinten treten nun nicht weiter rückwärts gelegene laterale Coelom-Abschnitte in der Mittellinie vor dem Vorderdarm zusammen, es wiederholt sich also nicht etwa der erste Verschmelzungsprocess in weiterer Folge nach rückwärts, sondern der einmal gebildete mittlere unpaare Vereinigungstheil des Coeloms wird von sich aus nach rückwärts vergrössert, indem von ihm aus ein vollständiger Spaltungsprocess in den betreffenden medianen Partien des Mesoblasten sich einleitet.

Haben wir aber dieses zugegeben, so wird die Annahme besonderer neuer Processe für die weitere Entwickelung unnöthig.

Zweite Periode.

Bildung des Primitiv-Diaphragmas.

Die Betrachtung eines 24 Stunden älteren Embryo als der vorige (Nr. IV) ergiebt folgendes:

Die Gegend oberhalb der Fovea cardiaca, die das Herz enthält, in der vorhergehenden Periode flach, ist nun zu einem fast kugelförmigen, gleich hinter dem Kopf beginnenden Sacke angeschwollen.

Die Querschnitte [1]) dieser Anschwellung ergeben im Allgemeinen die Form einer Elipse mit grossem Sagittaldurchmesser,

1) In diesem wie im vorhergehenden und den folgenden Stadien beschränkten wir uns nie auf einen Embryo, sondern zerlegten nach allen Richtungen hin mehrere Exemplare desselben Stadiums.

dabei ist die Breiten-Dimension (von rechts nach links) etwas verkleinert. Fasst man das Ergebniss der Quer- und Längsschnitte zusammen, so zeigt sich, dass die primitive Pericardialhöhle bedeutend vergrössert ist, und zwar hauptsächlich im sagittalen Durchmesser (dorso-ventralwärts) und der Länge nach (von vorn nach hinten).

Wir lassen hier unerörtert, welches die Ursache dieser Vergrösserung und Formveränderung sei, indem wir uns auf die Bemerkung beschränken, dass eine zweifache Ursache angenommen werden kann: einmal eine äussere, von der Vermehrung und dem Wachsthume der zelligen Bestandtheile des Embryo unabhängige, welche den Embryokörper, resp. dessen Membranen zu Biegungen und Faltungen zwingt, wodurch die Form seiner Körperhöhlen verändert wird; oder aber eine innere, auf einer Vermehrung der Zellen bei veränderter Wachsthumsrichtung derselben beruhende.

Ich bin mit His[1]) der Ueberzeugung geworden, dass in der einfachen Vermehrung der Zellen, und namentlich in der ungleichen Vermehrung an verschiedenen Stellen des Körpers einer der wichtigsten Factoren der Formgestaltung liege.

Da die Grössenzunahme der primitiven Pericardialhöhle und, fügen wir es gleich hinzu, auch der nach hinten an diese sich anschliessenden Theile des Coelom's in diesem Stadium (Embryo IV) nur in sagittaler und longitudinaler Richtung vor sich geht, dagegen nicht in der Breitendimension, diese letztere eher etwas verkleinert erscheint, so gewinnt man den Eindruck, als ob der Embryo in dieser Gegend eine Ausbiegung nach dorsal- und ventralwärts erlitten habe. Bringt man an einem vorher rundlichen Hohlraume (dem primitiven Pericardium) eine solche Ausbiegung an, so verwandelt er sich in einen mehr ovalen, dessen Längenaxe (an den Querschnittbildern) dorsoventralwärts verlaufen muss. Man wolle in dieser Beziehung die Gestalt des Coelom's in den Figuren vom vorigen Stadium (z. B. Fig. 5) mit der auf Fig. 7 dargestellten vergleichen. (Dors. Per.-Höhle. Dorsale Pericardial-Höhle).

Wollen wir die veränderte in sagittaler Richtung vergrösserte Querschnittfigur des Embryo (IV) durch eine solche Ausbiegung erklären, so müssen wir annehmen, dass die beiden lateralen Ränder des Embryo daran nicht Theil nehmen, sondern gleichsam puncta

---

1) W. His: Unsere Körperform.

fixa darstellen, während sich die gesammte Ventralwand, so weit eine solche schon vorhanden ist, ventralwärts bewegt.[1])

Sehen wir nun, welche Folgen für die hier in Rede stehenden Theile: primitive Pericardialhöhle, paariges Coelom und Septum transversum, die geschilderte Formveränderung des Embryo nach sich ziehen muss:

1. Führt sie zu einer Vergrösserung der Seitenwände der Pericardialhöhle, wobei natürlich die Herkunft derselben von dem ursprünglichen Ventralblatte des Mesoblasten bestehen bleibt (Fig. 8 Lat. Wd).

2. Führt sie zur Entfernung der Ventralwand von der Basis des Venensinus und den proximalen Enden der in denselben mündenden Venen, oder, was dasselbe ist, zu einer Wanderung dieser Theile (Sin. ven. Fig. 30) zum dorsalen Abschnitte der Höhle hin. (Man vergleiche z. B. Fig. 27 mit Fig. 30. In beiden bedeuten a und b die einander entsprechenden Stellen.)

3. Führt sie zur Vergrösserung des Septum transversum in sagittaler Richtung, so dass dasselbe die Form einer wirklichen quergestellten Platte (den Embryo aufrecht gedacht), erhält (vgl. Fig. 30 Sept. transv.).

4. Werden dadurch die bogenförmig in einander übergehenden Seitenränder der fovea cardiaca mehr geradlinig und quergestellt.

5. Werden auch die in die Pericardialhöhle mündenden Theile des paarigen röhrenförmigen Coelom's ventralwärts und nach hinten ausgebogen, so dass sie auf dem Querschnitte oval erscheinen, mit dorso-ventralem längsten Durchmesser.

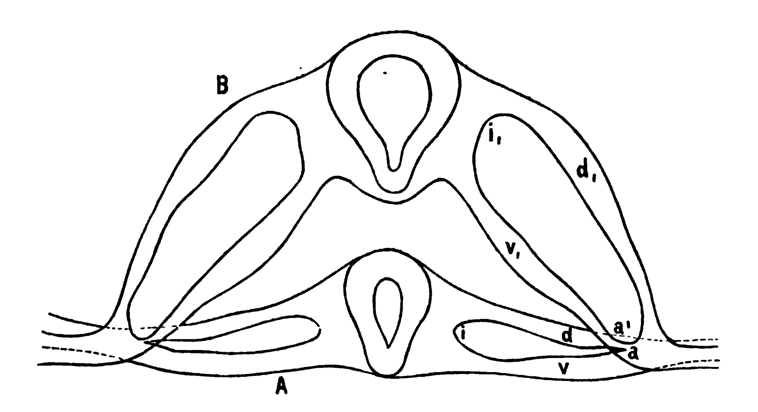
---

1) Wir können mit Rücksicht auf das eben bezüglich der Ursachen der embryonalen Gestaltveränderungen Gesagte sehr leicht diese Ausbiegungen erklären. Nehmen wir einfach die Thatsache, welche ich vorhin für die Embryonen der ersten Periode erwähnt habe, dass im Dorsaltheile des Embryo so wie im Ventraltheile (an der fovea cardiaca) besonders zahlreiche karyokinetische Bilder zu sehen sind, so folgt unmittelbar, dass diese Bezirke ein viel stärkeres Wachsthum haben, als die lateralen Ränder des Embryo. Diese befinden sich gewissermassen in Ruhe, während der Rücken- und Bauchtheil in Bewegung gedacht werden müssen. So muss nothwendig bei ruhenden Seitentheilen eine dorsale und ventrale Ausbiegung des Embryo erfolgen. Ebenso kann die bekannte Krümmung des Embryo in der Längsrichtung erklärt werden, wenn man annimmt, dass am Kopf- und Schwanzende eine verhältnissmässig geringere Zellenvermehrung statt hat, als in den mittleren Theilen.

Hierdurch muss:

6. Das Septum transversum an Breite (im frontalen Durchmesser) gewinnen, indem es nun nicht mehr auf den medianen Theil der Umrandung der Fovea cardiaca beschränkt bleibt, sondern nach beiden Seiten in das Gebiet des paarigen röhrenförmigen Coelom's sich ausdehnt und hier in die Lateralwand der primitiven Pericardialhöhle direct übergeht.

7. Auch der auf das unter Nr. 5 besprochene Coelomgebiet unmittelbar nach hinten folgende Abschnitt der Leibeshöhle nimmt an der Gestaltveränderung Theil, und zwar, wie aus dem beigefügten Holzschnitte ersichtlich ist, in folgender Weise:



Erklärung zu Holzschnitt I.

A Schematischer Querschnitt eines Kaninchen-Embryo von 9 Tagen durch die unmittelbar hinter der Pericardialhöhle gelegene Partie.

B Dasselbe bei einem Embryo von 10 Tagen.

Er wird durch die vorhin erwähnte dorsale Wachsthumsbiegung des Embryo dorsalwärts ausgedehnt, so dass seine Längsaxe (in den Querschnittsfiguren), statt der früheren transversalen (siehe A) nunmehr eine dorso-ventrale Richtung annimmt (B). Es folgt daraus unmittelbar — man vgl. den Holzschnitt — dass die frühere Dorsalwand (d) nunmehr zur Aussenwand (d_1), die frühere Ventralwand (v) zur Innenwand (v_1) und die frühere Innenwand (i) zur (schmalen) Dorsalwand (i_1) wird.

8. Da das Wachsthum des Embryo, wie wir supponirt haben, an dessen lateraler Grenze (also im Puncte a des Holzschnittes A), zu dieser Zeit am geringsten ist, und eine Ventral-Ausbiegung in

dem in Rede stehenden Coelom-Abschnitte nicht erfolgt, so wird die Gegend von a, das heisst die frühere Lateralecke, nunmehrige Ventralecke (a_1 in B) verhältnissmässig die geringsten Lage- und Gestaltveränderungen aufweisen.

Weiter nach vorn aber, im Bereiche der primitiven Pericardialhöhle, ist das Coelom ventralwärts ausgebogen; es muss also die genannte Ventralecke (a_1 in B) genau der Grenze zwischen der früheren Pericardialhöhle und dem ausgebogenen Theile derselben entsprechen, oder, was dasselbe sagen will, der Grenze zwischen dem dorsalen und ventralen Abschnitte der jetzigen Pericardialhöhle. An dem von uns dargestellten Wachsmodelle ist das genau der Fall und bestätigt das die Richtigkeit unserer Vermuthungen bezüglich des Wachsthumes des Embryo.

Man wolle ausserdem Fig. 12 mit Fig. 7 vergleichen: a in Fig. 12 entspricht x, bezw. der Ebene x—z, in Fig. 7.

In Folge dieser Gestaltveränderungen der vorderen Coelompartieen — die hinteren bleiben noch unverändert — wird

9. die brückenförmige Vereinigung von Dorsal- und Ventralplatte (unsere Verwachsungsbrücke), welche die Vena omphalomesenter. enthält, jetzt in eine frontale Richtung gestellt (vgl. Figg. 8, 9 und 42 Verw. Br.).

Früher war dieselbe mehr sagittal gestellt (s. Fig. 2). In den Figg. 8, 9 und 42 ist sie durch die Vene in 2 weit von einander abstehende Blätter gespalten.

Endlich 10. wird in Folge der Vergrösserung der primitiven Pericardialhöhle nach hinten und ventralwärts das S e p t u m t r a n s v e r s u m allmählich in das Gebiet der eben genannten V e r w a c h s u n g s b r ü c k e verschoben und beide Gebilde gehen schliesslich in einander über, und kommt dabei ein Theil der Verwachsungsbrücke etwas mehr nach vorn zu liegen als das Septum transversum. Dies ist ein besonders wichtiger Vorgang, denn dadurch tritt ja das Septum transversum in continuirliche Verbindung mit demjenigen Gebilde (i. e. der Verwachsungsbrücke), welches das paarige Coelom + dorsalem Abschnitte der primitiven Pericardialhöhle vom ventralen Abschnitte der letzteren trennt (siehe Fig. 8 u. 9). In Fig. 8 ist rechterseits die Verwachsungsbrücke nicht getroffen, also gehen hier dorsaler und ventraler Abschnitt der Pericardialhöhle in einander über. So ist es z. B. in Fig. 7 an

beiden Seiten der Fall, da der Schnitt so weit nach vorn liegt, dass er die Brücke nicht trifft.

In Fig. 9 trifft der mehr hinten geführte Schnitt die Verwachsungsbrücke beiderseits (Verw. Br.) und man sieht, dass dieselbe einen dorsalen und ventralen Theil der ursprünglichen Pericardialhöhle trennt. Da diese Verwachsungsbrücke zugleich die vena omphalo-mesaraica enthält (in Fig. 9 ist das in der Brücke liegende Gefäss bereits der Sinus venosus, d. h. das Ende der beiden vereinigten VV. omphalo-mesaraicae), und offenbar zu Gunsten der Vene überhaupt angelegt ist, so begreift sich die Wichtigkeit dieses Gefässes für die Gestaltung der Pericardialhöhle.

Wir haben jetzt eine Vorstellung über die in diesem Stadium eintretenden Gesammtveränderungen der Gestalt und Lage der primitiven Pericardialhöhle, des Coeloms und der sie begrenzenden und trennenden Membranen gewonnen. Bevor wir nun zur Schilderung der ersten Anlage des Zwerchfelles schreiten können, ist es absolut nöthig, noch das Verhalten der grossen Venen und die erste Anlage der Leber zu besprechen, so wie der merkwürdigen Zellenbildungen zu gedenken, welche in dieser Periode am Septum transversum und an den benachbarten Theilen auftreten.

Die Vena omphalo-mesenterica ging früher vom inneren Rande des unvollständigen Bodens der primitiven Pericardialhöhle nach hinten und ventralwärts; nunmehr geht sie einfach in der Richtung nach hinten; dabei ist das Centralende derselben stark verkürzt. Bei dem gleichzeitigen und gleichsinnigen Wachsthum der Ventralwand des Herzens und des Septum transversum erleidet auch die Herzbasis eine Fortbewegung nach hinten.

Die Ventralwand des Primitivherzens bewegt sich ferner, ähnlich wie die Coelomwand, nach unten (ventralwärts) und, wie die Verwachsungsbrücke sich an der Bildung der Wandungen der Pericardialhöhle betheiligte, so nehmen die in der Brücke enthaltenen Wände der Dottervenen an der Bildung der Herzwandungen Theil und der übrig bleibende Theil der Venen ergiesst sich nunmehr in den Dorsaltheil der Herzbasis. Das Herz selbst liegt jetzt in Folge der Veränderungen der Pericardialhöhle in dem Dorsaltheil der letzteren.

Der Eintritt der in der Aussenwand des Coelom's eingelagerten Venen in das Herz geschieht nach His nur unter der Mesoblastschicht und daher muss nach ihm der an der Dorsal-

seite beginnende Ductus Cuvieri, um bis zur Dottervene, welche in der Ventralwand des Coeloms liegt, zu gelangen, im Bogen um die Lateralkante des Coelom's (um a_1 in unserem Holzschnitte I oder um den Punct x in unserer Figur 6) herum auf die Ventralwand übergehen, und erst dann findet die Vereinigung der Lumina statt. Der Anschaulichkeit wegen gibt His eine schematische Figur (pag. 308 Arch. f. Anat. u. Entw.-Gesch. 1881).

Unsere Präparate bestätigen diese Ansicht nicht; sie zeigen vielmehr, dass die Sache etwas anders vor sich geht, indem der Ductus Cuvieri nicht den Umweg um die Lateralkante des Coelom's macht, um in das Ende der V. omphalo-mesenter., d. h. in den Sinus venosus, zu gelangen, sondern den viel näheren Weg durch die von uns beschriebene Verwachsungsbrücke benutzt. Vgl. besonders Fig. 6, welche wir einem Schnitte des Herrn Dr. Renson entlehnt haben. Wir sehen hier rechts ein Stück des Ductus Cuvieri in der Dorsalwand des Coelom's (Duct. Cuv.), derselbe geht durch die stark ausgedehnte Verwachsungsbrücke (Verw. Br.) unmittelbar in das Ende der Vena omphalo-mesaraica, d. h. in den Sinus venosus (Sin. Ven.), über. Nach der Vorstellung von His sollte der Uebergang um den Punct x herum (Fig. 6) stattfinden, also viel weiter lateralwärts. Merkwürdiger Weise erwähnt His der Verwachsungsbrücke bei Säugethieren nicht, während er sie doch bei Vögeln abbildet und darin die Zwerchfellsanlage (mit Recht) vermuthet.

Dagegen hat Kölliker richtig gesehen, wenn er den Zusammenfluss der Venen (beim Kaninchen) durch sein „Mesocardium laterale" vor sich gehen lässt, denn dies Mesocardium laterale Kölliker's gehört zu unserer Verwachsungsbrücke. Von etwaigen Beziehungen des Mesocardium laterale zur Zwerchfellsbildung erwähnt jedoch Kölliker nichts.

Wie nahe auch die Venenenden vor ihrer Einmündung in das Herz an einander liegen, so lassen sich an dem Dorsaltheil des Sinus venosus deutlich beiderseits je drei Oeffnungen unterscheiden: ziemlich in der Medianlinie die Mündung der V. omphalo-mesenterica, gleich nach oben und aussen die V. umbilicalis und verhältnissmässig sehr weit nach aussen und vorne die Mündung des Ductus Cuvieri. Klar tritt alles dieses an dem von uns angefertigten Wachsmodell hervor.

Wir müssen also die Veränderungen an der Mündung der

grossen Venen uns folgendermassen denken: Der in der Verwachsungsbrücke liegende Theil der Vene omphalo-mesaraica wird zum Sinus venosus, wodurch die Vereinigung der Aussenwand des Herzens mit der Aussenwand der primitiven Pericardialhöhle gegeben ist.

Es ist also in Folge aller dieser Veränderungen die Lage der Theile der uns beschäftigenden Gegend bei einem Embryo des Anfangsstadiums der zweiten Periode folgende:

Im Vordertheile der primitiven Pericardialhöhle liegt das Herz (ausser da, wo es an der Aorta hängt) ganz frei; weiter nach hinten ist es an die Ventralwand des Vorderdarms (durch das Mesocardium posterius) befestigt, wodurch die Scheidung des hinteren Theiles der Pericardialhöhle in zwei nahezu symmetrische Seitentheile bedingt ist. Weiterhin verbinden sich, wie eben gesagt wurde, die Venensinus mit den Aussenwandungen der Pericardialhöhle, wo sie den Ductus Cuvieri und die V. umbilicalis aufnehmen; es wird dadurch der hintere Theil der Höhle wieder in 2 Abschnitte, einen dorsalen und einen ventralen geschieden. Die Wand des Sinus geht an der Basis unmittelbar in das Septum transversum über (Fig. 30), welch' letzteres in Form einer Querplatte die hintere Partie der gesammten Ventralwand der Primitivpericardialhöhle bildet. Der Dorsaltheil des Septum (i. e. die frühere Verwachsungsbrücke) enthält lateralwärts jederseits den Venensinus und liegt etwas nach vorne (mehr kopfwärts) von den übrigen Theilen des Septum. Hinter dem Septum liegt dann das paarige, vom Vorderdarm getheilte Coelom in sagittaler Richtung (auf dem Querschnitte) und in das Lumen desselben ragen an der Innenseite die Dottervene und etwas dorsalwärts und von der Aussenseite die V. umbilicalis stark vor (s. Fig. 12). In dem vordersten Abschnitte dieses Theiles des Coelom's vereinigen sich die Wandungen beider genannten Venen (Umbilicalis und Omphalomes.) und bilden eine neue von rechts nach links gehende Gewebsbrücke zwischen Innen- und Aussenwand des Coelom's, welches dadurch in einen dorsalen und ventralen Abschnitt getrennt wird (s. Fig. 11. Verw. Br. und Coel. dors. und Coel. ventr.). Nach vorn und dorsalwärts geht diese Gewebsbrücke continuirlich über in die schon oft von uns erwähnte primäre Verwachsungsbrücke. Man kann also auch die Entstehung dieser neuen Brücke in dem hier besprochenen Abschnitte des Coelom's so auffassen, dass man

sagt: die primäre Verwachsungsbrücke setze sich zu dieser Periode der Entwickelung in der Richtung nach hinten und ventralwärts in das paarige Coelom fort, diene dabei zu einer Brücke zwischen den beiden genannten Venen und übertrage die Scheidung in einen dorsalen und ventralen Abschnitt, welche sie früher bereits in der Pericardialhöhle bewirkt habe, nunmehr auch auf einen Theil des paarigen Coelom's.

Das Verhältniss der Höhlen ist jetzt so, dass man, um von der zum Kopfe gewendeten Vorderfläche des Septum transversum zur hinteren Fläche desselben zu gelangen, erst vorwärts gehen muss, um den Venensinus herum in den Dorsaltheil des Pericardialsacks, von da in den Dorsaltheil des paarigen Coelom's und dann über die eben beschriebene Fortsetzung der Verwachsungsbrücke zwischen den Venen in den Ventraltheil des paarigen Coelom's und hier zur Hinterfläche des Septum. Man vergleiche hierzu Fig. 31. Es ist aus dieser Figur ersichtlich, dass man noch auf einem zweiten, jedoch längeren Wege von der vorderen zur hinteren Septumfläche gelangen kann, wenn man nämlich über das ganze Herz hinweggeht. In der ersten Periode ist es, wie wir sehen, unmöglich von der Vorderfläche des Septum transversum zur Hinterfläche desselben zu gelangen, einfach weil eine zum Coelom gekehrte hintere Fläche nicht existirt. In der jetzt in Rede stehenden Periode liegt gleichfalls fast das ganze Septum transversum noch frei und nach vorn von der Ventralwand des paarigen Coelom's (s. Fig. 30 und 31). Fig. 30 ist der Medianschnitt, welcher zwar das paarige Coelom nicht trifft, dagegen das Septum in voller Ausdehnung zeigt; auf Fig. 31 (Lateraler Schnitt) erkennt man leicht, dass eine zum paarigen ventralen Coelom gekehrte Hinterwand des Septum nur in kurzer Ausdehnung vorhanden ist (x in der Figur; man denke sich die Venenlumina fort) und der grösste Theil der letzteren frei ventralwärts vorragt (Sept. transv.)

Wenn wir dennoch von einer Coelomfläche des Septum reden, so ist nur von dem Theile, der durch die Vereinigung mit der mehrfach erwähnten Verwachsungsbrücke hinzugekommen ist, die Rede. Die Bildung der mehr oder weniger in einer Frontralebene liegenden Vorderwand des Thieres geschieht erst später, zugleich mit dem Heranwachsen der Leber, welche dann gerade die Ventralwand des jetzigen paarigen Coelom's einzunehmen bestimmt ist.

Indem wir eine vollkommene Schnittserie eines nur wenig

älteren Embryo, als der so eben besprochene, in der Beschreibung übergehen, da sie den von His[1]) geschilderten und abgebildeten Schnitten vollkommen entspricht, wenden wir uns zu einem späteren Stadium (Embryo V).

Der Embryo in seiner natürlichen Lage ist etwas über 5 mm lang (11--12 Tage); der hinter der Herzgegend liegende Theil ist fast rechtwinklig ventralwärts gebogen, so dass der Medianschnitt eine Form wie in Fig. 32 gewinnt. Es ist dies wichtig zu merken, um die Gestaltung der Theile auf dem Querschnitte richtig beurtheilen zu können; das Schwanzende selbst bildet ausserdem eine steile Spirallinie.

Die Querschnitte des paarigen Coelom's unterscheiden sich von denen des vorhergehenden Embryo hauptsächlich durch die Lage der Dottervenen, welche fast in die Ebene der Querschnitte fallen (Figg. 11, 12). Die Enden der Durchschnitte derselben liegen, abweichend von dem vorigen Stadium, mehr dorsalwärts von den Durchschnitten der Umbilicalvenen (Figg. 11, 12). Auf Fig. 9 haben sich die Wandungen der Venen, vor ihrer Einmündung in den Sinus, im Dorsaltheile des Septum transversum vereinigt; dieses letztere ist im Durchschnitt auf Fig. 14 voll getroffen. Wir machen hierbei darauf aufmerksam, dass die Enden der Dottervenen nunmehr in schräg sagittaler Richtung in der Dorsalwand des Septum verlaufen (Fig. 10); in der folgenden Entwickelungsperiode stellen sie sich ganz sagittal. Auf dem Wege zum Venensinus heben sie sich etwas von dem Septum ab und bilden eine halbrunde Ausstülpung in den Dorsaltheil des Coelom's (s. Fig. 10).

Alle diese Veränderungen weisen nur darauf hin, dass der Mediantheil des Septum transversum mit den darin liegenden Organen in dorsaler Richtung gewachsen ist, wobei die Aussenwandungen in ihrem Wachsthum etwas zurückblieben.

Mit den folgenden Schnitten gelangen wir in die Höhle des Primitivherzbeutels, und es fällt sogleich eine neue Erscheinung auf: die grosse Menge von Zotten an der Innenfläche der Ventralwand der Pericardialhöhle und noch mehr an der Aussenwand des Vorhofs (Figg. 9 und 32).

Eine andere sehr wichtige Erscheinung ist die Art der Vereinigung des Venensinus mit den beiden Ductus Cuvieri; sie ist

1) Arch. f. Anat. und Entwickelungsgesch. 1881. Taf. XI.

das umgekehrte von dem, was in dem vorhergehenden Stadium wahrgenommen wurde; hier scheint der Venensinus nicht mehr in die Aussenwand der Pericardialhöhle eingewachsen, es ist vielmehr der Ductus Cuvieri mit einem Theil dieser Wandung zu einem Bestandtheil des Sinus geworden (vergl. Fig. 8 mit Fig. 9).

Weiter nach vorn bieten die Schnitte keine besondere Abweichung mehr.

Was den zweiten, vor Besprechung der ersten Anlage des Diaphragma zu erörternden Punct, die Entwickelung der Leber, anlangt, so schicke ich die Bemerkung voraus, dass die früheste Leberanlage mit dem primitiven Diaphragma im innigsten Zusammenhange steht, so zu sagen ein Ganzes bildet. Reste dieses Zusammenhanges bleiben ja, wie bekannt, durch's ganze Leben bestehen.

In der von uns angenommenen zweiten Periode, wo der Rand der Fovea cardiaca zu einer mehr quergestellten Platte wird, dringt in denselben von der Rückfläche aus eine besondere Vertiefung des Hypoblasten ein (s. Fig 30, Leber), die nach allen Autoren die Primitivanlage der Leber ist, wenigstens des Theils derselben, welcher aus dem Hypoblasten entsteht.

Schon bei der Beschreibung der ersten Periode machten wir auf eine Verdickung der Ventralplatte des Mesoblasten, beim Uebergang derselben vom Herzen auf die Wandung der Primitivpericardialhöhle aufmerksam (a in Fig. 27). Die ersten der von uns vorhin erwähnten Zotten wachsen nun an der Stelle dieser Verdickung hervor; Lieberkühn (Sitzungsberichte der Marburger Gesellschaft f. Med. u. Naturw. 1876) hat dieselben zuerst mit den Anlagen der Blutgefässe der Leber in Verbindung gebracht.

Für unsere Zwecke genügt es zu sagen, dass aus dem früheren Septum transversum und den auf seiner Vorderwand hervorsprossenden Zotten eine einheitliche Gewebsmasse hervorgeht, welche die Leberanlage und die Anlage eines Theiles des Diaphragma enthält. Der vom Hypoblasten abstammende Theil der Leber, dessen erste Spur wir eben erwähnten, wächst in dieses Gewebe hinein; alles dieses zusammen wollen wir von jetzt ab „Massa transversa“ benennen (s. Fig. 34). Schon zu dieser Periode ist ein grosser Theil der Pericardialwandung mit jungem Bindegewebe belegt. Dieses wächst nun von rückwärts und lateralwärts auch in die obere Schicht der Massa transversa hinein in der Richtung nach median- und ventralwärts. So kommt es, dass median- und ven-

tralwärts längere Zeit die Leber an ihrer Vorderfläche nur vom Coelomepithel bedeckt ist. (S. Fig. 47, mittl. Theil.)

Das primitive Diaphragma entsteht nun aus 2 Theilen, einem ventralen und einem dorsalen. Der ventrale geht aus der vordersten, ihren zottenartigen Character verlierenden und sich abglättenden, zur primitiven Pericardialhöhle gekehrten Wandschicht der Massa transversa hervor. Der dorsale Theil entsteht aus der von uns sogenannten Verwachsungsbrücke, ist also viel früher angelegt, als der ventrale. Indem später diese Brücke mit dem Septum transversum, resp. der nunmehrigen Massa transversa sich vereinigt, wie wir gesehen haben, treten die dorsale und ventrale Zwerchfellsanlage mit einander in Verbindung. So die erste Anlage des Diaphragma, das Primitivdiaphragma; die weitere Entwickelung desselben erfolgt in der nächsten Periode.

Bevor wir mit der zweiten Periode abschliessen, ist noch einiger Formveränderungen der uns hier interessirenden Gebilde zu gedenken. Bei dem starken Wachsthum des Embryo in dorsaler Richtung ändert das Darmlumen seinen bisherigen grössten Frontaldurchmesser in entsprechender Weise in einen grössten Sagittaldurchmesser um.

Im Vordertheil der Primitivpericardialhöhle ist die Ventralfläche des Vorderdarms frei; weiter nach hinten ist sie, wie in der ersten Periode, mit dem Herzen verwachsen, nur ist diese Verwachsung bedeutend schmaler und länger geworden und bildet das jetzt klar ausgeprägte Mesocardium posterius; noch weiter nach hinten geht letzteres augenscheinlich in das Septum transversum (Massa transversa) über.

Die mehr nach hinten gelegene von der Rückwand der Pericardialhöhle ventralwärts ziehende Gewebsmasse, welche die Fortsetzung des Mesocardium posterius nach hinten bildet, enthält späterhin, ausser dem Oesophagus, noch die primitive Trachea, und in noch späteren Stadien Venen und Arterien; sie liegt in der Medianebene und wir wollen sie der Kürze wegen mit dem gemeinsamen Namen „Massa longitudinalis“ bezeichnen, zum Unterschiede von der Massa transversa.

Die Massa longitudinalis zeigt schon zu Anfang dieser Periode eine symmetrische Verdickung in der Gegend der Herzbasis, welche fast ausschliesslich von einer Verdickung der sie bekleidenden Coelomepithelzellen gebildet wird; es ist dieses die erste Spur

der Lunge. Dank dieser Verdickung erscheint die Durchschnittsfigur des paarigen Dorsaltheils des Coelom's stark nach innen gekrümmt. Oben ist bemerkt worden, dass der Dorsalcontour der Massa transversa in Folge der Lageveränderung der Dottervenenenden stark dorsal- und lateralwärts vorspringt. Somit haben nun die Durchschnitte des paarigen Coelom's in dieser Gegend die Form eines Halbmondes mit ventralwärts gekehrten Enden (s. Fig. 10, links).

Dritte Periode.

Scheidung des Coeloms in die geschlossene primitive Pericardial- und die Pleuroperitonealhöhle.

Nach den in der vorhergehenden Periode beschriebenen Erscheinungen erfolgt merkwürdig rasch eine ganze Reihe von Veränderungen, die übrigens nichts anderes, als die weitere Entwickelung und Differenzirung der in der zweiten Periode schon angelegten Organe bedeuten.

Zur dritten Periode zählen wir die Embryonen, deren grösste Länge 7—11 mm (12.—14. Tag) beträgt, einen Embryo von 6 mm Länge bekamen wir leider nicht zur Untersuchung.

Die Verwachsung eines Theils der Aussenwand des Venensinus mit der Aussenwand der primitiven Pericardialhöhle (s. Fig. 9 Verw.-Br.) wird, vom Momente ihres Auftretens an, zu der wichtigsten Erscheinung für unsere Frage. Wir finden in der dritten Periode die Aussenwand aller Abschnitte des Coeloms in allen Richtungen stark gewachsen, in der Gegend des Ventraltheils der Leber ist dieses Wachsthum am stärkten ausgeprägt. Die nothwendig dieses Wachsthum begleitenden Erscheinungen lassen sich der Bequemlichkeit halber eintheilen:

a) in solche, die von vorn, von der Seite der Primitiv-Pericardialhöhle, und

b) in solche, die von hinten, von der Seite des paarigen Coeloms aus sichtbar sind.

Die Erscheinungen, welche man von vorn her wahrnimmt, beziehen sich auf die Trennung der Pleurahöhle von der primitiven Pericardialhöhle, d. h. also auf die Herstellung einer abgeschlossenen Pericardialhöhle; die Erscheinungen, welche von hinten her sicht-

bar sind, gehören zu dem Vorgange der Trennung des verbleibenden Coelomrestes in eine Pleuralhöhle und eine Peritonealhöhle.

a) Zunächst ergiebt sich die Abtrennung der Aussenwand der Pericardialhöhle vom Venensinus, ohne dass jedoch die Communication der Gefässe mit dem letzteren aufgehoben wird.

Die wichtigste Veränderung ist aber zweitens die allmähliche Obliteration des dorsalen Theiles der primitiven Pericardialhöle, denn, da dieser Theil es ist, welcher die primitive Pericardialhöhle mit dem paarigen Coelom in Verbindung setzt, so hört selbstverständlich die Communication zwischen dem bleibenden Reste der primitiven Pericardialhöhle, d. h. dem nunmehrigen definitiven geschlossenen Pericardialraume und dem paarigen Coelom, d. h. der noch vereinigten Pleuroperitonealhöhle, auf.

Drei Momente sind es, welche diese Obliteration bewirken: 1) Die allmähliche Stellungsveränderung des vordersten Theiles unserer Verwachsungsbrücke (welcher Theil dem Kölliker'schen Mesocardium laterale entspricht). 2) Eine gleichzeitig erfolgende Verdickung der Massa longitudinalis, resp. des Mesocardium posterius. 3) Eine Zellenvermehrung im Gewebe der vordersten Schicht der Massa transversa.

Die Stellungsveränderung des Mesocardium laterale beruht in Folgendem:

Dasselbe rückt allmählich aus einer mehr frontalen in eine fast sagittale Stellung hinein und nähert sich dadurch von beiden Seiten der Mittellinie, d. h. der Massa longitudinalis.

Es ist ersichtlich, dass dadurch der zwischen Mesocardium laterale und Massa longitudinalis befindliche Raum, und das ist eben der dorsale Theil der primitiven Pericardialhöhle, verengert werden muss. Nimmt man nun hinzu, dass auch die Massa longitudinalis sich verdickt, so verengert sich der genannte Raum auch von der Medianlinie her. Durch das Wachsthum endlich der Massa transversa wird er auch von seinem Boden her, d. h. ventro-dorsalwärts, eingeengt. Diese von der Massa transversa ausgehende Wucherung nennen wir „Membrana pleuro-pericardiaca." So kommt es gegen Ende dieser dritten Periode zu einem vollständigen Verschlusse dieses dorsalen Pericardialraumes, also nach dem oben Gesagten, zu einer Absperrung des das Herz enthalten-

den Coelomraumes von dem Reste des Coeloms. Der nunmehr abgesperrte Herz-Coelomraum ist die definitive Pericardialhöhle; der Rest des Coeloms ist die noch gemeinsame Pleuroperitonealhöhle.

Man vergleiche zur Erklärung und Bewahrheitung des Gesagten die Figg. 8, 13, 18 und 19. — Hier bedeutet in Figur 8 (Verw.-Br.) die von uns sogenannte Verwachsungsbrücke, welche hier das Ende des Ductus Cuvieri enthält und noch in frontaler Ebene steht. Rechts ist die Brücke nicht getroffen. Oberhalb derselben liegt die dorsale Pericardialhöhle. Dieselben Bildungen erkennt man in Fig. 13 wieder (von einem 9 mm langen Embryo). Es zeigt sich hier, dass die Brücke (Verw.-Br.) schon mehr sagittal steht und den ebenfalls sagittal gestellten Ductus Cuvieri enthält. Dorsalwärts mündet in den letzteren die Vena jugularis. Die Verwachsungsbrücke selbst ist durch die laterale Ausdehnung des ventralen Abschnittes der Pericardialhöhle ganz in die letztere hineingezogen worden. Die Figg. 18 und 19 entsprechen einem Embryo von 11 mm; man sieht an beiden die bedeutende Verengerung des dorsalen Abschnittes der Pericardialhöhle, welche sich bei einem etwas älteren Embryo ganz geschlossen zeigt. Gleichzeitig mit diesen Veränderungen ändert sich die Lage des Ductus Cuvieri, indem das Herz in Folge seines Wachsthums sich ventralwärts und nach vorn verschiebt. In Folge dessen wird der Ductus Cuvieri mit seinem proximalen Ende gleichsam aus der Massa transversa herausgezogen und liegt nun mit diesem frei in der Pericardialhöhle (s. Fig. 33 prox. Duct. Cuv.). Die den Ductus Cuvieri einschliessenden Wände entsprechen unserer Verwachsungsbrücke.

An den Sagittalschnitten kann man ausserdem sehr gut den Antheil constatiren, den das weitere Wachsthum der Massa transversa in dorsaler Richtung an dem Verschlusse des dorsalen Pericardialabschnittes nimmt. Man wolle hier die Figg. 34 und 37, 39 und 40 vergleichen. Fig. 34 und 37 gehören zu einem Embryo von 9 mm; 39 und 40 zu einem Embryo von 11 mm Länge. In Figur 37 haben wir einen fast medianen Schnitt vor uns. Die Massa transversa ist hier im Bereiche der Mittellinie noch nicht im dorsalen Wachsthum begriffen, daher sehen wir noch eine freie Communication der dorsalen Pericardialhöhle mit der Pleuroperitonealhöhle, innerhalb welcher letzterer die Lunge erscheint, und zwar an dieser

Stelle vollkommen frei liegend. Fig. 34 liegt mehr lateralwärts und zeigt sich hier ein kleiner dorsal gerichteter Vorwuchs (mebr. pleuro pericardiaca II), welcher von der Massa transversa ausgeht. Bei dem älteren Embryo sehen wir sowohl im Medianschnitte (Fig. 40), als auch in dem lateralen Schnitte (Fig. 39) den Abschluss durch die von der Massa transversa ausgehende membrane pleuropericardiaca (II) vollständig hergestellt. Auch die Frontalschnitte eines 9 mm und 11 mm langen Embryo (Fig. 44 und 45) zeigen dasselbe. Bei dem jüngeren Embryo (Figur 44) beginnt erst oben die von der Massa transversa ausgehende Wucherung und in Fig. 45, bei einem Embryo von 11 mm, ist der Abschluss erfolgt.

Wir haben nunmehr der Vorgänge zu gedenken, welche an der hinteren Fläche der Massa transversa ihren Ablauf nehmen, und welche in letzter Instanz dazu führen, die Pleuralhöhle von der Peritonealhöhle zu scheiden.

Zunächst ist des beträchtlichen Wachsthumes und der damit verbundenen Differenzirung der Massa transversa selbst zu gedenken. Dieselbe stellt nunmehr eine in der Richtung von vorn nach hinten stark verdickte Gewebspartie dar, an welcher man unterscheiden kann, 1) eine oberste Gewebsschicht, welche sich dorsalwärts in die Membrana pleuropericardiaca fortsetzt, 2) einen darunter gelegenen tieferen Theil, welcher zur ventralen Partie des Diaphragma wird und ventralwärts in dieser Periode noch untrennbar mit Nr. 1 zusammenhängt. Das heisst: 1 und 2 bilden ventralwärts zu dieser Zeit eine nicht trennbare einzige Schicht, dorsalwärts jedoch hebt sich bereits die Membrana pleuropericardiaca ab (vgl. das bei Besprechung der vorigen Periode über die Anlage des Zwerchfells Gesagte). Wir kommen später auf diese Angelegenheit zurück. 3) Die nunmehr schon stark gewachsene Leber-Anlage, welche mit Schicht 2 fest verbunden ist.

Das Wachsthum der Massa transversa geht, ausser in der Richtung von vorn nach hinten, vorzugsweise ventralwärts vor sich und so geschieht es, dass bald die Ventralfläche der Pleuroperitonealhöhle in dasselbe Niveau mit der Ventralfläche der Pericardialhöhle zu liegen kommt. Man vergleiche hierzu die Figur 34. Ich schalte hier ein, dass zu dieser Zeit der ventrale Schluss der Bauchhöhle bereits erfolgt ist. Eine Erörterung darüber, wie dieser Schluss erfolgt, ob nach der bisher allgemein acceptirten

Weise, oder in anderer Art, vermeide ich, um den ohnehin schwierigen Gegenstand nicht noch mehr zu compliciren.

Die Ventral-Anlage des Zwerchfells geht nun nach beiden Seiten, wie bereits erwähnt, continuirlich in die Verwachsungs-Brücke über, welche ihrerseits die Anlage des dorsalen Theiles des Zwerchfells abgiebt. Von vorn oder von hinten gesehen, hat, wenn wir uns einmal die dicke Leberanlage aus der Massa transversa fortdenken, jetzt die Zwerchfellsanlage im Ganzen die Gestalt einer Sichel oder eines Halbmondes, dessen beide Spitzen dorsalwärts neben der Massa longitudinalis liegen. Der zwischen letzterer und dem Halbmond übrig bleibende Raum dient der Communication zwischen dem pericardialen und dem pleuroperitonealen Abschnitte des Coeloms, ist aber durch die Massa longitudinalis resp. das Mesogastrium und Mesenterium in zwei seitliche Hälften geschieden.

In weiterer Entwickelung verläuft nun die Sache folgendermassen: Die linke, wie die rechte Hälfte der Dorsalanlage des Zwerchfells stellen sich mehr sagittal, und wachsen nach hinten, jede Anlage in 2 Schenkeln oder Pfeilern, so dass also von dem oben genannten Halbmonde links und rechts sich gewissermassen zwei weitere Halbmonde ausziehen, die mehr an der lateralen Wand des Körpers liegen, und deren mehr ventrale Pfeiler sich unmittelbar an die Ventral-Anlage des Zwerchfells, deren dorsale jederseits an die Massa longitudinalis sich anschliessen. Dieser nach hinten wachsende Theil der ursprünglichen Verwachsungsbrücke liefert das erste Trennungsmoment zwischen definitiver Pleura- und Peritonealhöhle. Die erste Anlage der definitiven Pleurahöhle liegt medianwärts von der Peritonealhöhle. Zwischen beiden Pfeilern befindet sich nun eine mehr und mehr schlitzförmig werdende Oeffnung, das ist der Rest der ursprünglichen Communication zwischen Pleural- und Peritoneal-Abschnitt des Coeloms. Diese Communication ist also eine doppelte, symmetrisch gelegene.

Zu der Dorsalanlage des Diaphragma gehört noch ein weiteres Stück, welches in der Mitte zwischen den beiden ventralen Pfeilern gelegen ist, und sich nach vorn unter fast rechtem Winkel in die Ventralanlage des Zwerchfells umbiegt. Dieses Stück liegt gerade vor der Wirbelsäule, zieht nach hinten und verschmilzt in der Mittellinie mit der Massa longitudinalis. Es bildet die ventrale Wand der Pleurahöhle, resp. die dorsale Fläche der Massa trans-

versa. Auf Fig. 34 ist dieses Stück mit „dors. Diaphr.“ bezeichnet; man sieht die rechtwinklige Umbiegung nach vorn in die Vorderfläche der Massa transversa, i. e. in die Anlage des ventralen Diaphragma, welche von der Membrana pleuro-pericardiaca bedeckt ist. In Fig. 39 sieht man dasselbe, erkennt aber ausserdem, dass die Membrana pleuro-pericardiaca (II) von dem Winkel ihren Ursprung nimmt, wo dorsales und ventrales Diaphragma in einander übergehen. In Fig. 21 (Querschnitt) sieht man bei „dors. Diaphr. I“ das in Rede stehende Stück, welches aber ventralwärts continuirlich in die Massa transversa und Leber übergeht. Rechts in der Figur, bei „Diaphr. III“, ist der (Quer)-Schnitt ziemlich genau in die vordere Fläche der Massa transversa gefallen, d. h. in das Niveau des Umbiegungswinkels, von dem eben die Rede war. Es muss also hier auch ein Theil des ventralen Diaphragmas mit in den Schnitt gefallen sein und daher erscheint die getroffene Diaphragmafläche ventralwärts so breit ausgedehnt. Bei „dors. Diaphr. II“ sieht man denjenigen Theil des Diaphragma, welcher nach hinten in die beiden genannten Pfeiler übergeht, die den Communicationsschlitz zwischen sich fassen. Wir werden weiter eine Reihe von Figuren besprechen, welche diese Communicationsöffnung und die beiden einschliessenden Pfeiler zeigen. Der Schnitt Fig. 21 liegt weit nach vorn, so dass beide Pfeiler hier in eine Masse verbunden erscheinen. Bemerkenswerth ist in dieser Periode die fast rein sagittale Stellung dieser Diaphragma-Partie. Mit dem Wachsthum der Lungen ändert sich das, wie wir später sehen werden.

Es ist noch einer Aenderung in der gegenseitigen Lage der Umbilical- und Dottervenen zu gedenken, welche sich in dieser Periode vollzieht: die Umbilicalvenen rücken nämlich, in der Aussenwand der Peritonealhöhle gelegen, mehr ventralwärts, in Folge des Wachsthums der Aussenwand, während die Dottervenen, mehr in der Mitte placirt, ihren Ort nicht verändern.

Versuchen wir nun an der Hand einiger Quer-Sagittal- und Frontalschnitte das Gesagte näher zu begründen:

Die Figuren 14, 15, 16 und 17 gehören einer Querschnittfolge von einem 9 mm langen Embryo an. Sie sind entsprechend der Richtung der Linie ab auf Figur 35 geführt und entsprechen der Reihe nach: Fig. 14 dem 65., Fig. 15 dem 67., Fig. 16 dem 71. und Fig. 17 dem 76. Schnitte vom Kopfe ab. Man sieht in Fig. 14 rechts genau die vorderste Ecke der Peritonealhöhle getroffen

(Perit.-Höhle), medianwärts daneben die vorderste Partie des Seitentheils des dorsalen Diaphragma (dors. Diaph. II). Links sieht man die Pleura- und Peritonealhöhle vereinigt (Pleuroperit.-Höhle), was beweist, 1) dass beide Seiten sich nicht gleich verhalten, 2) dass der genannte Seitentheil des dorsalen Diaphragma nur sehr kurz ist (in der Richtung von vorn nach hinten). Beides ist von uns übrigens an zahlreichen anderen Schnitten ebenfalls constatirt worden. — In Fig. 15 (einem sehr wichtigen Schnitte) sieht man rechts, inmitten beider Pfeiler, genau die Communicationsöffnung zwischen Pleura- und Peritonealhöhle, zu welcher wie zu einer Pforte die Lunge sich erstreckt.

Die Oeffnung ist von den Durchschnitten beider Pfeiler begrenzt (dors. Pfeiler, ventr. Pfeiler). — In Fig. 16 ist der dorsale Pfeiler verschwunden, der ventrale aber noch vorhanden, die Communication vollauf hergestellt. In Fig. 17 sieht man bereits an dieser Stelle ein Stück der Leber in den Schnitt gefallen. Ferner sieht man hier den ventralen Theil des Diaphragma, der wegen der schiefen Schnittrichtung quer getroffen werden musste.

In Fig. 20 (42. Schnitt vom Kopf eines 11 mm langen Embryo) sieht man links sehr gut den continuirlichen Uebergang des ventralen Diaphragma's in die Membrana-Pleuro-pericardia. Die Richtung dieses Querschnittes liegt nämlich genau in der vorderen Fläche der beiden genannten Membranen und zeigt diese daher der Fläche nach getroffen. Fig. 21 (50. Schnitt desselben Embryo) ist vorhin bereits mehrfach angezogen worden. In Fig. 22 (55. Schnitt) sieht man wieder genau die beiden Pfeiler mit der von ihnen begrenzten Communicationsöffnung getroffen.

Die Sagittalschnitte Fig. 34, 35, 36 und 37 gehören einem 9 mm langen Embryo an und sind von links gesehen. Der Schnitt Fig. 34 ist schon hinreichend erklärt. Fig. 35 zeigt noch eine Communication aller 3 grossen Abtheilungen der gemeinsamen Coelomhöhle. Die Membrana pleuro-pericardiaca ist in der vom Schnitte getroffenen Region noch nicht entwickelt. Man sieht die dorsale und ventrale Pericardial-, die Pleura- und Peritonealhöhle (dors. Peric.-Höhle, ventr. Peric.-Höhle, Pleurahöhle, Perit.-Höhle). Die Pleurahöhle ist um diese Zeit noch sehr klein, entsprechend der geringen Ausdehnung der Lunge. — Fig. 36 zeigt die ausgiebige Verbindung zwischen Massa transversa und Massa longitudinalis; ziemlich genau an der Verbindungsstelle sieht man den Durchschnitt des linken

Bronchus. — Fig. 37 zeigt die am meisten lateralwärts vorspringende Lungenecke getroffen, welche auf dem Schnitte ganz frei liegt. Der Schnitt gehört bereits der rechten Körperhälfte an und liegt nahe der Medianfläche, wie unmittelbar aus den Verhältnissen des Centralnervensystems zu entnehmen ist. — Den dorsalen Pfeiler sieht man auch in bemerkenswerther Weise in den Figuren 39 und 40.

Die Frontalschnitte, Fig. 45 und 46, gehören einem Embryo von 11 mm an, die Figur 43 einem 9 mm langen Embryo. Letztere Figur zeigt den dorsalen Pfeiler und die Lage der Lunge in der gemeinsamen Pleuroperitonealhöhle nahe dem dorsalen Theile der Leber. Nach hinten sieht man an der Lungenanlage eine kleine äussere Verdickung (x); diese ist die am meisten dorsalwärts gelegene Partie der Massa transversa, welche mehr ventralwärts Leber- und Lungenanlage verbindet.

In Figur 45 ist der dorsale Pfeiler im Frontalschnitte zu sehen; er ist hart an seinem die Communicationsöffnung begrenzenden Rande getroffen worden, und so sieht man in der Zeichnung eine Andeutung dieser Oeffnung. — Die Nachbarschaft zwischen Lungen und Wolff'schem Körper tritt deutlich hervor. Die Membrana pleuro-pericardiaca ist gut getroffen. — Interessant erscheint uns Figur 46. Hier liegt der Schnitt schief in der Weise, dass in der linken Hälfte der Figur die Leber mit dem ventralen Pfeiler, in der rechten der Wolff'sche Körper mit dem dorsalen Pfeiler getroffen sind. Die linke Schnitthälfte liegt also mehr ventralwärts und zeigt deshalb auch noch nach vorn von der Lunge die Membrana pleuro-pericardiaca und ein Stück der Pericardialhöhle.

Die Zusammenfassung aller Schnitte ergibt folgenden Bau der uns beschäftigenden Gegend, der nicht nur an dem Modell, sondern auch schon am Embryo selbst bei vorsichtiger Präparirung unter der Loupe sichtbar ist. Das an der Vorderfläche der Massa transversa liegende Gewebe (vorhin unter Nr. 1 beschrieben; „membr. pl. per. I" in Fig. 34) breitet sich lateral und dorsal aus und trennt jetzt vollständig die Primitivpericardialhöhle von der hinten liegenden Pleuroperitonealhöhle (Membrana pleuro-pericardiaca II). Die tieferen Schichten der Vorderfläche der Massa transversa (vorhin unter Nr. 2 beschrieben; „ventr. Diaphr." in Fig. 34) gehen unmittelbar auf die Dorsalfläche dieser Masse über, s. Fig. 34, unter

fast rechtwinkliger Umbiegung (dors. Diaphr.). Vom Umbiegungswinkel geht der freie Theil der Membrana pleuro-peric. ab (s. membr. pl. peric. II in Fig. 34 und Fig. 39; in letzterer Figur ist der Ductus Cuvieri an der Membran getroffen).

Dieselbe Schicht geht dann auch lateralwärts und umfasst als Seitenwand die primitive Pleurahöhle beiderseits (Fig. 21 dor. diaphr. II). Der hintere Rand der eben genannnten Seitenwand hat das Aussehen eines nach hinten concaven Bogens und erstreckt sich viel weiter nach hinten, als der ventrale Diaphragmatheil. Der Ausschnitt des Bogens bildet die Communicationsöffnung zwischen primitiver Pleurahöhle und Bauchhöhle, und die Ränder dieses Bogens sind die vorhin genannten Pfeiler. Die Lunge ragt in dieser Periode noch durch die Communicationsöffnung in die Bauchhöhle hinein bis zum vorderen Ende des Wolff'schen Körpers.

Diese Seiten-Membranen zusammen mit dem Gewebe an der Dorsalfläche der Massa transversa („dors. Diaphr." Fig. 34) sind eben der Dorsaltheil des Diaphragmas.

Die Höhle, in der die Lungen liegen, also die Pleurahöhle, hat demnach in dieser Periode folgende Lage: sie ist der Dorsaltheil der gemeinsamen Pleuro-Peritonealhöhle und ist vorne durch die transversal stehende Membr. pleuro-pericardiaca begrenzt; sie hat die Form eines mit dem verjüngten Abschnitte nach hinten gekehrten Kegelstumpfes. Die obere Grundfläche des Kegels ist, wie gesagt, die Membrana pleuro-pericardiaca, die untere Grundfläche ist in die gemeinsame Bauchhöhle geöffnet und entspricht jenem (paarigen) Schlitze, von dem vorhin die Rede war. Die Ventral- und Seitenflächen werden durch den Dorsaltheil des Diaphragmas und die Dorsalfläche durch die obere Coelomwand gebildet (s. Fig. 21). Fügen wir noch hinzu, dass das Dorsalende des oben beschriebenen Bogens, d. h. der vorhin genannte dorsale Pfeiler, sich etwas nach unten biegend, auf den Kopf des Wolff'schen Körpers übergeht, das „Zwerchfellsband der Ur-Niere" Köllikers[1]) bildend, so ist hiermit alles Wichtige dieser Periode zusammengefasst.

1) Entwickelungsgeschichte § 959. Fig. 587.

Vierte Periode.

Abtrennung der Pleurahöhle von der Peritonealhöhle; Abtrennung der Leber vom Zwerchfell.

Die membranösen Fortsätze der Massa transversa zur dorsalen Wand der Pleuro-Peritonealhöhle, unsere beiden Pfeiler, wachsen mehr und mehr nach hinten und dann in einem grossen Bogen mit den Spitzen einander entgegen, wodurch die in der vorigen Periode noch offene Spitze des abgestumpften Kegels, d. h. die Pleurahöhle, nun geschlossen wird. Aus den in der vorigen Periode beschriebenen Erscheinungen ist es ebenfalls klar, dass die aus der Peritoneal- in die Pleurahöhle führende Oeffnung vor dem Schlusse fast in der Sagittalebene liegen muss; nach hinten schliesst sich (in Folge der Krümmung des Embryo) die Massa longitudinalis unmittelbar an. Gegenüber der Innenseite der früheren Oeffnung liegt die Lunge, an der Aussenseite liegt die Innenfläche des Vordertheils des Wolff'schen Körpers. Die vollständige Schliessung der Oeffnung beobachteten wir bei einem 19 mm langen Kaninchen-Embryo. Bei aller Mühe eine Bestätigung der Meinung der Autoren von dem angeblichen Heraufrücken der Leber, als Ursache des Schlusses der Oeffnung, zu finden, gelang uns dieses nicht. Im Gegentheil differenzirt sich das Lebergewebe in dieser Periode schon fast vollkommen von dem Theile der Massa transversa, welcher den Dorsaltheil des Diaphragma's bildet, und letzterer wächst nun ganz selbstständig.

Gleichzeitig mit dem Schliessungsprocesse der Oeffnung zwischen Peritoneal- und Pleurahöhle, ändert die letztere bedeutend ihre Gestalt; die Grundfläche des Kegels geht aus der verticalen Lage in eine schiefe über, wobei der Dorsalrand nach vorne rückt und die Grundfläche grösser wird. Die Kegelform geht auf den Querschnitten in die eines frontal gelegenen spaltenförmigen Raumes über (s. Fig. 23). Alle diese Veränderungen sind schon bei einem Embryo von 13 mm Länge ziemlich deutlich ausgeprägt. Betrachten wir nun jede derselben eingehender.

Die Verflachung des Kegels, im Durchschnitt z. B. auf Figur 23 sichtbar, ist augenscheinlich nur in Folge einer Abflachung der Ventralwand der Höhle eingetreten, wobei natürlich (s. Figur)

die Befestigungsenden des Diaphragmas von ihrer früheren dorsalen Stellung lateralwärts gerückt sind. Diese Erscheinung ist das Resultat eines Wachsthums der Dorsalwand des Körpers in der genannten (lateralen) Richtung.

Die schon erwähnte nicht nur absolute, sondern auch relative Vergrösserung der vorderen Grundfläche des Kegels erfolgt durch einen viel complicirteren Process. Es ist dies die ventrale Verschiebung des Winkels zwischen der Grundfläche und der ventralen Seitenhöhle der kegelförmigen Pleurahöhle in Folge der Abspaltung der Membrana pleuro-pericardiaca von dem Ventraltheil des Diaphragmas. Dieselbe Abspaltung vollzieht sich auch an den Seitenwänden der Pleurahöhle, so, dass die innere Schicht der Primitivpericardialhöhlenwand mehr und mehr zu einem Bestandtheil der Membrana pleuro-pericardiaca wird. Man vergleiche hierzu Fig. 41 (Embryo von 18 mm); der Winkel (x) zwischen Membrana pleuro-pericardiaca und ventralem Diaphragma verschiebt sich unter allmählicher Ablösung der zur Membrana pleuro-pericardiaca gehörigen Schicht vom Diaphragma, in ventraler Richtung. Denselben Process in den Seitentheilen sieht man gut in Fig. 25 ausgeprägt: hier geht beiderseits der Abspaltungsprocess durch ventrales Vorrücken der Winkel o dem Wachsthum der Lunge nicht unbeträchtlich voran. Wir werden weiter unten auf diesen Punct zurückkommen.

In den ersten Entwickelungsstadien, z. B. bei einem Embryo von 9 mm Länge, hat die ganze Pericardialhöhlenwand noch dieselbe Structur, wie die Körperwand dieser Gegend und bildet mit dieser eine gleichförmige Masse. Man wolle die früher aus diesem Stadium besprochenen Figuren vergleichen. Mit zunehmender Entwickelung erscheinen in den äusseren Schichten der ursprünglichen Pericardialwand Muskel-, Knorpel- und Bindegewebe etc.

Die innere Schicht differenzirt sich bereits vor ihrer eben geschilderten Ablösung in ein faseriges Bindegewebe, welches zu dieser Zeit noch zahlreiche Spindelzellen hat und trägt an ihrer inneren freien Oberfläche einen continuirlichen Belag epithelähnlicher abgeplatteter Zellen (ursprüngliches Coelomepithel). Bei den Embryonen von 13 mm Länge besteht schon ein deutlicher Unterschied zwischen der innersten zur Ablösung vorbereiteten Schicht und den äusseren Lagen, selbst in der Energie der Wachsthumserscheinungen: in den inneren Schichten fehlen fast vollstän-

dig die Proliferationserscheinungen an den Zellen, in den äusseren hingegen kann man in jedem Präparat mehrere Zellen mit Karyokinese antreffen.

Gleichzeitig zerfällt die oberflächliche Schicht der Massa transversa ebenfalls in eine faserige zur Pericardialhöhle gekehrte und eine tiefere, den Ventraltheil des Diaphragmas bildende Schicht. Zwischen diesen beiden Schichten erscheint lockeres, faseriges Gewebe, dessen Maschen mehr und mehr sich vergrössern und einen spaltenförmigen Raum zwischen dem Ventraltheil des Diaphragmas und der inneren Schicht der Primitivpericardialhöhlenwand (Membrana pleuro-pericardiaca) bilden.

Hier zeigt sich ein bemerkenswerther Unterschied zwischen denjenigen Säugethieren, welche einen sogenannten Lobus infracardiacus der Lunge besitzen und dem Menschen. Bei letzterem vollzieht sich der Ablösungsprocess der Membrana pleuro-pericardiaca nur an den hinteren und seitlichen peripherischen Bezirken des Diaphragmas, während die Membran in der Mitte und ventralwärts stets mit dem Zwerchfell verbunden bleibt, entsprechend den bleibenden Beziehungen des Herzbeutels zum Diaphragma. Wenn, wie beim Kaninchen, ein Lobus infracardiacus vorhanden ist, so löst sich fast die ganze vordere Gewebsschicht als Membrana pleuro-pericardiaca vom Diaphragma ab, und nur zu beiden Seiten bleibt je eine sagittale Gewebsbrücke bestehen, wie man an älteren Embryonen und erwachsenen Thieren bekanntlich leicht sieht.

Aus dem Gesagten ergibt sich, dass der Theil des Coeloms, welcher die Pleuralhöhle bildet, sich auf Kosten einer Spaltung der schon entwickelten Primitivpericardialhöhlenwand vergrössert, so dass nur der hinterste Theil der definitiven Pleuralhöhle des erwachsenen Thieres einen Rest des ursprünglichen Coeloms darstellt, während der übrige Theil nur eine secundäre Spalte in der Körperwand ist. — Diese Thatsache darf namentlich in vergleichend anatomischer Beziehung ein gewisses Interesse beanspruchen.

Die an und für sich interessante Frage über den Character der Zellen, welche die definitive Pleuralhöhle auskleiden, verschieben wir für eine andere Mittheilung, und erwähnen hier nur, dass in dem Spaltungswinkel (x u. o in den angezogenen Figuren) etwas grössere Zellen in Form eines niedrigen cylindrischen Epitheliums vorhanden sind, welche an Grösse die übrigen abgeplatteten Epithelzellen des Pleuraraumes übertreffen.

Bis zu dieser Zeit ungefähr bildete die Anlage der Leber mit den übrigen Bestandtheilen der Massa transversa ein Ganzes, war also auch fast in ihrer ganzen Ausdehnung fest mit der Zwerchfellsanlage und der äusseren Körperwand verbunden. Jetzt tritt nun hier ein ähnlicher Abspaltungsprocess ein, wie wir ihn soeben für die Pleurahöhle geschildert haben. Die Spalte, welche in Continuität mit der primitiven Peritonealhöhle steht, lässt eine Gewebsschicht auf der hinteren Fläche des Diaphragmas, resp. an dem betreffenden Bezirke der Körperwand, eine andere auf der Leberoberfläche zurück; es sind dieses die betreffenden späteren Serosae, vgl. z. B. Fig. 34 mit Fig. 39. Diese innigen Beziehungen der Leber zur Massa transversa, bezw. zum Diaphragma erklären leicht die späteren Funde von abirrenden Gallenwegen, und der wichtigen Blut- und Lymphgefässverbindung zwischen Leber und Zwerchfell.

5. Periode.

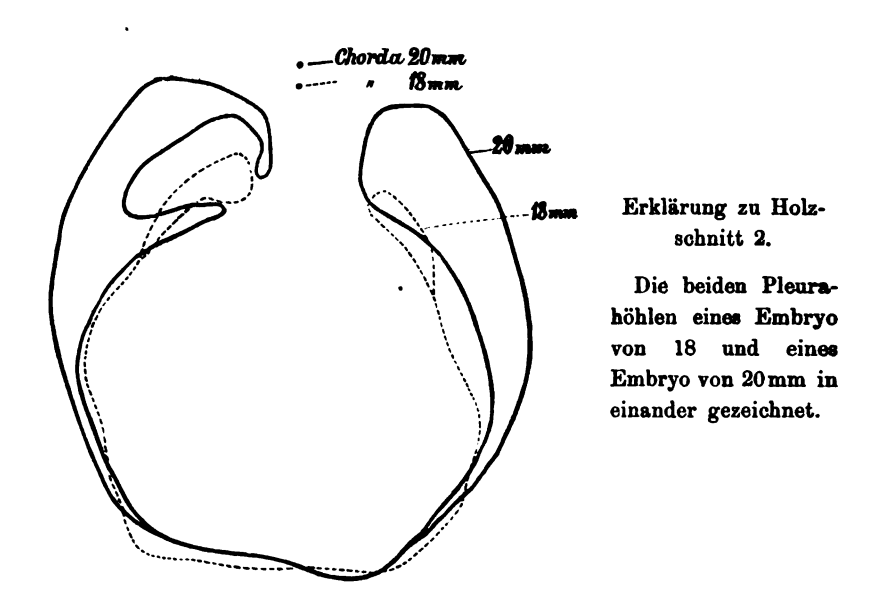
Verschiebung der drei Coelomabtheilungen bis zur Herstellung der bleibenden Lage; definitiver Herzbeutel, definitives Diaphragma. N. Phrenicus.

Im weiteren Verlaufe der Entwickelung erleidet nun besonders die Pleurahöhle noch eine nicht unerhebliche Grössen- und Lagenveränderung. Was die erstere anlangt, so erfolgt sie einfach durch die Fortsetzung jenes Abspaltungsprocesses, den wir für die vorhergehende Periode soeben beschrieben haben. Es ist hier der Ort, näher auf die Mechanik dieses Spaltungsvorganges einzugehen. Von allen Autoren wird angenommen, was ja auch — man vergleiche die Figuren — auf den ersten Blick sehr plausibel erscheint, dass die vorwachsende Lunge jene Abspaltung zu Wege bringe; dem ist aber sicherlich nicht so, wenigstens ist die Lunge nicht der einzige Factor.

Die Hauptursache dieser Abspaltung sehen wir in einer bedeutenden Ungleichheit des Wachsthumes der Aussenwandungen und der inneren sich ablösenden Schicht, für deren hauptsächliches Bestehen die von uns vorher erwähnten karyokinetischen Befunde sprechen.

Wir geben hier 2 Umrisse der Pericardial- und Pleurahöhle von Querschnittsfiguren eines 20 mm und 18 mm langen Embryo, wobei vermittelst der Camera lucida die inneren Höhlenwandungen,

d. h. die Höhle des Primitivpericardiums ungefähr auf dieselbe Grösse gebracht sind (Holzschnitt Fig. 2).



Erklärung zu Holzschnitt 2.

Die beiden Pleurahöhlen eines Embryo von 18 und eines Embryo von 20 mm in einander gezeichnet.

Hier ist deutlich sichtbar, dass dann die Aussen- und Dorsalwand der Pleurahöhle sich stark ausgedehnt hat, während die Innenwand derselben ziemlich gleich gelagert blieb. Dieser Process ist am schärfsten im Dorsaltheil des Embryo ausgeprägt und nimmt in der Richtung zur Ventralwand ab.

Wir finden zwischen der vorwachsenden Lunge und der Pleurawand stets einen bedeutenden Raum, der eine (an den Präparaten geronnene) Flüssigkeit enthält. Wenn wir dem Wachsthume der Lunge einen Einfluss auf die Abspaltung einräumen sollen, so kann das nur ein indirekter sein, indem sie eine Drucksteigerung in der genannten Flüssigkeit zu Wege bringt.

Am meisten kann eine Wirkung der Lunge noch bei der Bildung des Lobus infracardiacus zugegeben werden, der von der rechten Lunge ausgeht und dessen Entwickelung wir in Fig. 23 wiedergegeben haben.

Indem sich die Pleurahöhle auf diese Weise vergrössert, nimmt sie bei einem Embryo von 26 mm Länge bereits den ganzen Brustraum ein und umfasst nunmehr die früher viel grössere Pericardialhöhle fast vollkommen.

Gleichzeitig geschieht, wie oben angedeutet wurde, eine Lageveränderung, und zwar eine Verschiebung der gesammten Brust nach hinten, oder, allen Autoren gemäss, eine Verschiebung der Wirbelsäule nach vorne, worauf schon v. Baer aufmerksam gemacht hat. Er fand nämlich, dass das Dorsalende des Diaphragmas bei seiner ersten Entwickelung an die Halswirbel befestigt ist, obgleich es ihm unverständlich blieb, wie später die Verschiebung dieses Befestigungspunktes nach hinten zu geschehe[1]).

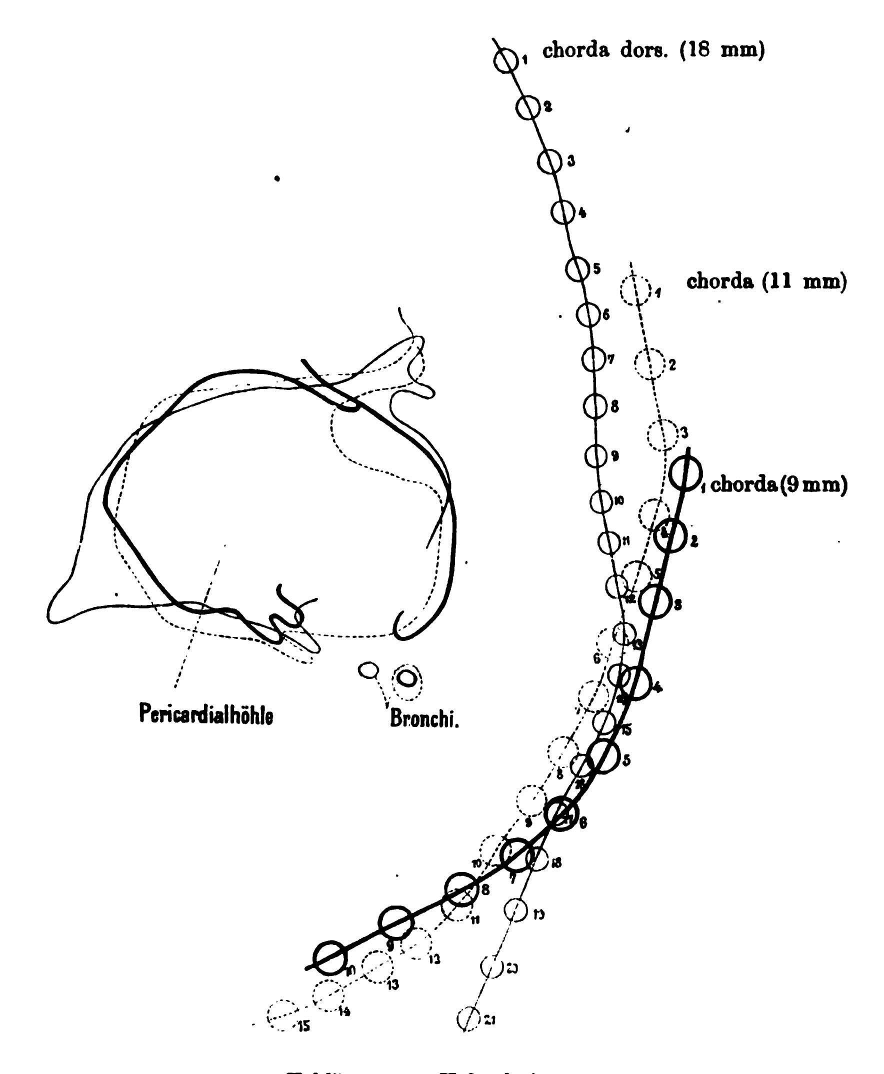
Aus unseren Präparaten ergibt sich folgendes: Bei einem 9tägigen Embryo liegt die Primitivpericardialhöhle so weit nach vorne, dass die Anlage des Septum transversum sich sogar vor dem ersten Halswirbel befindet; beim 10tägigen liegt letzteres schon in der Ebene zwischen 3. und 4. Halswirbel. Diese Erscheinung ist leicht verständlich, wenn man sich den Vergrösserungsprocess der Primitivpericardialhöhle im Anfangsstadium der 2. Periode ins Gedächtniss zurückruft. Wir sahen oben, dass das Septum transversum nur die Anlage des Ventraltheils des Diaphragmas bildet und dass folglich von einer dorsalen Befestigung des letzteren zu dieser Zeit noch nicht die Rede sein kann.

Ein Dorsaltheil des Diaphragmas, als besondere Platte, wird erst beim Embryo von 9 mm Länge bemerkbar und es liegen dann die seitlichen Befestigungspunkte desselben an der Dorsalwand in der Ebene des 6. Wirbels, der Krümmung des Körpers Rechnung getragen. Die Dorsalfläche der Massa transversa aber, die ja ebenfalls zur Bildung des Dorsaltheils des Diaphragmas beiträgt, liegt bedeutend weiter nach hinten und frei. Mit fortschreitender Entwickelung wachsen die seitlichen Befestigungen, wie wir gesehen haben, mehr und mehr in derselben Richtung nach hinten und in dem Augenblicke der Schliessung der Pleuroperitonealöffnung, d. h. der vollständigen Befestigung des Diaphragmas an den mittleren Theil des Rückens, ist die Wirbelsäule bereits nach vorn in ihre normale Lage gegenüber den nach vorne zu liegenden Organen, gerückt.

Der grösseren Klarheit wegen geben wir den Holzschnitt C, der mit der Camera lucida ausgeführt ist, wobei die Grösse der Pericardialhöhle in allen drei Stadien gleich gemacht wurde. (Vgl. die Erklärung des umstehenden Holzschnittes.)

---

1) l. c. p. 227.



Erklärung zu Holzschnitt 3.

Schema des Wachsthumes der Wirbelsäule mit Beziehung zur Pericardialhöhle bei Embryonen von 9 bis zu 18 mm Länge. Die Kreise bedeuten die Wirbelkörper, die sie verbindende Linie den Lauf der Chorda dorsalis. Es sind ausserdem drei Bronchialdurchschnitte und die Umrisse der Pericardialhöhle, wie sie den Stadien 9, 11 und 18 mm Körperlänge entsprechen, wiedergegeben; nur ist die Pericardialhöhle bei allen dreien auf dieselbe Grösse reducirt. Die Bronchialdurchschnitte sowie der Boden der Pericardialhöhle fallen bei allen drei Embryonen ungefähr auf denselben Platz, und man sieht, wie stark die Wirbelsäule bei den älteren Embryonen nach vorwärts

gewachsen ist. Ferner sieht man, dass, indem die bogenförmige Krümmung der Wirbelsäule ausgeglichen wird, sie zugleich scheinbar sich um ihren Kreuzungspunkt mit der in Gedanken verlängerten Vorderfläche der Massa transversa, der beim 9 mm langen Embryo auf den 4. und 5. Wirbel fällt, dreht; und endlich, dass die Entfernung zwischen den Halswirbeln anfangs etwas zunimmt, bei den Brustwirbeln bedeutend zurückbleibt, während in dem späteren Stadium das Umgekehrte der Fall ist, und die hinteren Brustwirbel proportional dem Körperwachsthum zunehmen, d. h. der Halstheil mechanisch durch die hinten liegenden Theile der Wirbelsäule vorgeschoben scheint. Dieses hat nach Aeby[1]) auch für die postembryonale Entwickelung Geltung.

Wir erwähnen noch, dass gleichzeitig mit dem Vorwärtsrücken der Wirbelsäule eine Lockerung des die Pleurahöhle umgebenden Bindegewebes verbunden ist.

Aus dem oben Gesagten geht hervor, dass die dorsalen Befestigungen des Dorsaltheiles des Diaphragmas beim weiteren Wachsthum des Rückens theilweise auch zu Seitenbefestigungen werden und mit ihren Vorderrändern näher und näher zur Ventralwand rücken müssen, während ihre Hinterränder stationär bleiben; dieses führt zu einer mehr horizontalen Lage des Diaphragmas.

Wir sind hiermit am Ende unserer Darstellung des Ganges der Coelomentwickelung zu den drei grossen serösen Körperhöhlen beim Kaninchen gelangt. Fassen wir nun noch in Kürze übersichtlich die Entstehung der Herzbeutelwand und des Diaphragmas zusammen.

Die Herzbeutelwand lässt ihrer Entwickelung nach drei Abschnitte unterscheiden. Der erste (a in Fig. 41) entsteht aus der ursprünglichen Coelomwand und umfasst den später bei Säugethieren an der vorderen Brustwand angeheftet bleibenden Theil des Pericardiums. Der zweite Abschnitt bildet sich aus der Membrana pleuro-pericardiaca, d. h. deren freiem, von der Massa transversa zur Dorsalwand des Embryo ausgespannten Theil (s. Fig. 41 membr. ple. per. und Fig. 45). Der dritte, bei weitem grösste Theil des späteren Pericardium ist der durch Abspaltung bei Vergrösserung der Pleuralhöhle von der Körperwand her gewonnene. Alle drei Theile hängen, da sie ursprünglich in der primitiven Coelomwand wurzeln, oder von dieser aus sich entwickeln, wie aus der

---

1) Aeby: Die Altersverschiedenheiten der menschlichen Wirbelsäule. Arch. f. Anat. und Entwickelungsgesch. von W. His und W. Braune. 1879.

gegebenen Darstellung und den Abbildungen ersichtlich ist, nothwendig continuirlich zusammen. Beim Menschen wird auch der erste Theil (a) Fig. 41, von der vorderen Brustwand abgespalten, jedoch bleibt er z. Thl. stets durch lockeres Zellgewebe verbunden. Ein anderer Theil des Pericardiums entsteht aber hier mit dem Zwerchfell zusammen aus der oberen Schicht der Massa transversa und wird nicht abgespalten.

Das Pericardium parietale verstärkt sich später durch Entwickelung einer besonderen äusseren fibrösen Schicht (Pericardium fibrosum) und es sondert sich von ihm noch die Pleura pericardiaca.

Für das Diaphragma haben wir zunächst zwei Haupttheile zu unterscheiden, die bindegewebige Primitivanlage und den Musculus diaphragmaticus. Die bindegewebige Primitivanlage ist wieder in zwei Theile gesondert, die pars ventralis und pars dorsalis. Die pars ventralis musste zunächst auf die vorderste Schicht der von uns sogenannten Massa transversa, und diese wieder auf zottige Wucherungen des Septum transversum zurückgeführt werden. Die pars dorsalis entwickelte sich in ihren lateralen Theilen aus dem die Vena omphalomesaraica begleitenden Gewebe, der von uns sogenannten Verwachsungsbrücke, in ihrem medianen Theile aus der dorsalen Begrenzungsschicht der Massa transversa. Was den Musculus diaphragmaticus betrifft, so können wir so viel mit Bestimmtheit sagen, dass derselbe von der Dorsalwand des Embryo her in die bindegewebige Dorsalanlage des Zwerchfells hineinwächst; wahrscheinlich stammt derselbe von der Muskelplatte, doch war es uns unmöglich, das mit wünschenswerther Sicherheit zu eruiren. Wir sahen die musculöse Anlage zuerst bei Embryonen von 9 mm.

Es bleibt uns noch übrig, einige Worte über die Lage des N. phrenicus zu sagen.

v. Baer führte zuerst den hochliegenden Anfang dieses Nerven auf die hohe Lage des Primitivdiaphragmas zurück; aber die allmähliche Entwickelung war auch ihm nicht ganz klar, wahrscheinlich, weil er keine bestimmte Kenntniss des dorsalen Diaphragmas hatte.

Wir konnten den Phrenicusstamm ganz deutlich bei 11 mm langen Embryonen wahrnehmen[1]. Auf den Längsschnitten Fig. 38

1) Der Nerv ist offenbar schon früher vorhanden, wir konnten nur nicht unterscheiden, welcher von den aus der Wirbelsäule austretenden Nerven zweifellos der Zwerchfellsnerv ist.

und den Querschnitten Fig. 19 ist die Entstehung desselben aus demselben Plexus, wie die Nerven der Vorderextremität, zu sehen; der Nerv geht auf diese Weise zum Diaphragma durch denjenigen Theil des Septum transversum, welcher sich in die Membrana pleuro-pericardiaca fortsetzt. Bei der geschilderten Abspaltung der Innenwand der Primitivpericardialhöhle wandert der in derselben liegende N. phrenicus in den Brustraum hinein. Da die abgespaltene Schicht die Anlagen für den grössten Theil des Pericardiums und der Pleura pericardiaca darstellt, und bei der späteren Scheidung dieser Membranen die Differenzirung gerade in der Schicht erfolgt, wo die grösseren Gefässe und Nerven liegen, so finden wir später den N. phrenicus in Begleitung der vasa pericardiaco-phrenica längs der Aussenwand des fibrösen Pericardiums, zwischen diesem und der Pleura pericardiaca gelegen (vergl. über das Gesagte Fig. 25 und 26).

Ausser dem Kaninchen haben wir noch Serien von Längsschnitten von Hunde-, Schweine-, Schaf- und Rattenembryonen untersucht.

Hund: Bei einem Embryo von 6,5 mm Länge (in natürlicher Krümmung) fanden wir die Verhältnisse in der uns beschäftigenden Körpergegend so ähnlich den beim Kaninchen von 9 mm Länge geschilderten, dass sie eine specielle Beschreibung nicht erheischen; wir erwähnen nur, dass die Lage der Vorderfläche der Massa transversa vollkommen rechtwinklig zur Wirbelsäule stand.

Bei einem Schafembryo von 11 mm bildete die Vorderfläche der Massa transversa mit der Wirbelsäule einen spitzen Winkel. Die Pleurahöhle war fast auf allen Schnitten von der Primitivpericardialhöhle getrennt, mit Ausnahme nur zweier Schnitte der rechten Körperhälfte. Auf allen Schnitten bestand noch vollständige Communication der Pleurahöhle mit der Bauchhöhle. Der Embryo ist offenbar einem Kaninchenembryo von 10 mm Länge ähnlich.

Schwein: Ein Embryo von 11 mm bot im Vergleich mit den anderen Thieren die geringste Krümmung der Wirbelsäule. Die Vorderfläche der Massa transversa steht senkrecht auf der

letzteren. Auf allen Präparaten vollständige Trennung der Primitivpericardial- von der Pleuralhöhle, wobei die dieselben trennende Querleiste einen sehr schönen Bogen über dem Vorderrande der Lungen bildet. Die Pleurahöhle bildet mit der Bauchhöhle noch ein Continuum.

Was besonders bei diesem Thiere auffällt, ist die sehr geringe Stärke der Vorderschicht der Massa transversa, d. h. der Anlage der Hinterwand der Pericardialhöhle und des Ventraltheils des Diaphragmas.

Ratte: Ein Embryo von 7 mm Länge weist im Allgemeinen dieselben Erscheinungen auf, wie ein Kaninchenembryo von 11 mm. In einigen Details jedoch bietet er interessante Abweichungen: so erscheint die Lunge auf einem Schnitte einer lückenlosen Serie von Längsschnitten freiliegend; die linke Lunge ist mit dem Vordertheil des Wolff'schen Körpers verwachsen, resp. bildet eine gemeinsame Masse mit demselben; näher zur Medianlinie hin ist sie mit dem Magen verwachsen; die rechte Lunge mit der Massa transversa und wiederum mit dem Kopfe des Wolff'schen Körpers, so dass auf allen Schnitten die Bauchhöhle sich in Form einer Spalte anfangs an der Ventralfläche, dann an der Dorsal- und Vorderfläche der Lunge fortsetzt, auf keinem Schnitte sich aber als ein continuirlicher Zwischenraum um die Lunge herum zeigt.

Besonderes Interesse bietet die Gewebschicht an der Vorderfläche der Massa transversa. Auf den äussersten Seitenschnitten sind drei Schichten sichtbar: die vorderste umgibt bogenförmig das Herz, die hintere liegt in der Querschnittsfläche und ist mit der Leber verwachsen. Zwischen diesen beiden Schichten liegt eine dritte, aus sehr lockerem, einem Schleimgewebe ähnlichen Gewebe bestehende; diese Schicht setzt sich in die Ventralwand fort und bildet scheinbar deren Ausläufer. Wir haben hier also schon eine Trennung der Pericardialhöhlenwand von dem Ventraltheil des Diaphragmas. Verfolgen wir die Schnitte, uns der Medianlinie des Körpers nähernd, so sehen wir, wie die dritte Schicht rasch abnimmt und in der Mitte verschwindet, einer Verschmelzung des Pericardiums mit dem Diaphragma Raum giebt, selbst aber am äussersten Ventralende in einem Dreieck, mit nach oben gekehrter Spitze erhalten bleibt.

Eine volle Verschmelzung des Diaphragma mit dem Pericardium ohne alle Spur einer Trennung ist nur in der Medianlinie

vorhanden und giebt ein Bild, ganz ähnlich dem bei den früher genannten Thieren beschriebenen.

Die Ratte bietet also eine Abweichung von den anderen von uns untersuchten Thieren darin, dass bei ihr die Differencirung der Gewebe der Vorderfläche der Massa transversa schon zu einer Zeit geschieht, wo die Pleurahöhle noch keine Spur einer Trennung von der Bauchhöhle aufweist.

Mensch: Unsere eigenen Beobachtungen beschränken sich auf einen Embryo (Sagittalschnitte) von 20 mm Länge, also bereits von einem sehr vorgerückten Entwickelungsstadium. Wir führen darum nur kurze Andeutungen betreffend die Untersuchungen anderer Autoren an.

Fast alles unser Thema Betreffende kann in dem letzten grossen Werke von His[1]) gefunden werden. In der That genügt es, unsere Querschnitte Fig. 14—17 mit His Fig. 38—34 (Taf. II) und 69—76 (Taf. III) zu vergleichen, um sich von der vollständigen Aehnlichkeit des Kaninchens von 9 mm Länge mit den Menschenembryonen aus dem ersten Entwickelungsmonat, die His mit A, B und α bezeichnet, zu überzeugen. Ausserdem besitzen wir Frontalschnitte, die wir der Raumersparniss halber nicht zeichnen liessen, welche vollkommen mit den Fig. 12 und 13 (Taf. VIII) von His übereinstimmen. — Wenn auch Anfangs die Unähnlichkeit der Sagittalschnitte in die Augen springt, so ergibt sich doch bei aufmerksamer Betrachtung, dass dies für die uns interessirenden Membranen nicht von Belang ist. Erstens ist die Krümmung der Wirbelsäule beim Menschen eine andere, als beim Kaninchen, sie entspricht vollkommen der Krümmung beim Schaf und es liegt dem entsprechend die Vorderfläche der Massa transversa spitzwinklig zur Wirbelsäule; zweitens ist die Form der Leber beim Menschen ganz abweichend; drittens endlich ist die scheinbare Unähnlichkeit dadurch zu erklären, dass His die Längsansicht des Embryo nach seiner Constructionsmethode nur in der Medianlinie giebt; wir aber geben ausser einem einzigen Medianschnitte nur seitliche Sagittalschnitte, wodurch hauptsächlich die scheinbare Unähnlichkeit in der Lage der Lunge sich ergibt. Wenn man aber einen Menschenembryo von der Seite betrachtet, so ist die Lage seiner Lunge der des Kaninchenembryo ganz gleich,

1) Anatomie menschlicher Embryonen. I. 1880.

wovon man sich leicht auf Taf. V des Coste'schen Atlas überzeugen kann, wo ein 40tägiger Embryo abgebildet ist. Auf der letzten Figur ist die die Lungen enthaltende Höhle von der Primitivpericardialhöhle durch eine Membran geschieden, welche offenbar die Membrana pleuro-pericardiaca ist; die Figur entspricht in dieser Hinsicht vollständig unserer Figur 39, stellt aber nur den von aussen sichtbaren Theil dieser Membran dar; ob diese die Pericardialhöhle vollkommen schliesst oder nicht, kann natürlich nicht gesagt werden.

Was die weitere Entwickelung dieser Membranen und der von ihnen gebildeten Höhlen beim Menschen betrifft, so besitzen wir bis jetzt auch in der Literatur keine positiven Data darüber. Nur einige teratologische Erfahrungen weisen darauf hin, dass auch hier der Gang der Dinge ähnlich verlaufe wie beim Kaninchen. Zunächst ist dieses an der Erscheinung des angeborenen Herzbeuteldefectes zu sehen: der definitive Herzbeutel ist beim Kaninchen zum weitaus grössten Theile die differencirte und abgespaltene innere Schicht der Primitivpericardialhöhlenwand. Wenn nun in dem, dem Anfang der zweiten Periode entsprechenden Stadium in der Entwickelung der Membrana pleuro-pericardiaca, d. h. des Theiles derselben, welcher von dem Dorsalrand der Vorderfläche der Massa transversa aus anwächst, ein Stillstand eintritt, so wird die Lunge bei weiterem Wachsthum frei nach vorne wachsen, ohne dass dabei eine Abspaltung der Innenwand der Höhle vor sich geht (cf. Fig. 34). Das Diaphragma kann offenbar bei dieser Ausbildung ganz selbstständig sich entwickeln, da weder der Ventral- noch viel weniger der Dorsaltheil desselben von der Membrana pleuro-pericardiaca abhängt. Aus der oben beschriebenen Entwickelung der Pleurahöhle ist ebenfalls klar, dass der Defect des Pericardiums auch nur einseitig vorhanden sein kann. Bei vollem Defect der Seitenwände des Herzbeutels kann der auf dem Diaphragma liegende Theil desselben, welcher durch Differenzirung des Gewebes an der Vorderfläche der Massa transversa entsteht, in Form eines Pericardiumrudimentes vorhanden sein.

Aus allem diesen wird klar, dass, wenn beim Menschen der Process der Weiterentwickelung des Herzbeutels ebenso wie beim Kaninchen geschieht, der nerv. phrenicus beim Pericardialdefect nicht mitten in der Brusthöhle, sondern an der Wand derselben liegen muss.

Die von Faber[1]) gesammelten 11 Fälle bestätigen dieses vollkommen; er giebt ausserdem an, dass der n. phrenicus in diesen Fällen an der Vorderwand der Brusthöhle liege.

Diese sehr interessante Thatsache weist darauf hin, dass auch beim Menschen, wie beim Kaninchen, bei der Bildung der Pleurahöhle der Rückentheil viel stärker wächst, als der Vordertheil, so dass die Organe, welche Anfangs in der Dorsalhälfte des Körpers lagen, späterhin in der Ventralhälfte gelegen sind.

Wir haben also einen Hinweis auf die Identität des die Entstehung und Fortbewegung der Pleuralhöhle bedingenden Momentes bei Menschen und Kaninchen.

Auch die angeborenen Herniae diaphragmaticae spuriae (ohne seröse Hülle) sind ein indirecter Beweis der Aehnlichkeit des Entwickelungsganges des Zwerchfells beim Menschen und beim Kaninchen.

Der partielle Defect oder das vollständige Fehlen des Ventraltheiles des Diaphragmas irgend welcher Seite ist wohl in nachstehender Weise zu erklären[2]): Bei dem Menschen existirt wahrscheinlich in einem gewissen Entwickelungsstadium, ähnlich wie beim Kaninchen, die von uns erwähnte dorsale Befestigung des Diaphragmas in Form einer Membran (Fig. 21, dors. Diaphr. II); davon überzeugt uns das Vorhandensein einer Spalte auf der rechten Seite von Fig. 72 Taf. V bei His und besonders die Identität (in dieser Hinsicht) der Figg. 69 und 70, wo unzweifelhaft der von uns beschriebene ventrale Pfeiler erkennbar ist, mit unseren Figg. 15 und 16. Das, was wir für die Dorsalbefestigung des Diaphrag-

---

1) l. c.

2) Dietz hat in neuester Zeit 2 Fälle dieser Art in seiner Dissertation „Neue Beobachtungen über die Hernien des Zwerchfells. Strassburg 1881" beschrieben. Die grösste Zahl von Zwerchfellhernien überhaupt hat Lacher gesammelt. Ueber Zwerchfellhernien. Arch. f. klin. Med. 1880. Bd. 27.

Prof. Thoma (Virch. Arch. Bd. 88) hat noch auf zehn Fälle in der Literatur hingewiesen und selbst 4 Fälle genau beschrieben, so dass er die ganze Zahl der bekannten Fälle von Zwerchfellhernien auf 290 gebracht hat; er hat ferner alle nur einigermassen genau beschriebenen, Fälle gruppirt, wobei es sich herausstellt, dass die Zahl der Herniae diaphragmaticae spuriae (um die allein es sich hier handelt) auf der rechten Seite 36, auf der linken 217 beträgt. Besonders bemerkenswerth ist es, dass aus der Zahl der nicht traumatischen Hernien die grösste Zahl nach seinen Untersuchungen auf das Centrum tendineum fällt. Ueber die mögliche Entstehung dieser Fälle s. weiter unten.

mas ansahen, nennt His, wenn wir nicht irren, „Parietalleisten“; genau können wir es nicht sagen, da auf seinen Figuren dieser Theil nicht bezeichnet ist.

Bedenken wir nun folgendes: beim Defect des Vordertheils des Diaphragmas beim Erwachsenen ist das Pericardium normal entwickelt und es ist immer ein, wenn auch unbedeutendes Stück des Diaphragmas an der Mittellinie des Sternums vorhanden (pars sternalis), wovon wir uns durch die Untersuchung der anatomischen Präparate sowohl des Strassburger pathologischen Museums, welche uns Prof. v. Recklinghausen freundlichst zur Verfügung stellte, als des pathologisch-anatomischen Museums des allgemeinen Krankenhauses und des Kinderspitals in Wien, ebenso des pathologisch-anatomischen Museums in Giessen überzeugen konnten. Erinnern wir uns ferner, dass bei fortschreitender Entwickelung eine ausgiebige ventrale Verschiebung sehr vieler Körpertheile stattfindet und dass die an den Aussenwandungen der Brusthöhle liegenden Theile nach innen wandern, dass endlich die noch soeben aufgeführten Membranen, welche den Dorsaltheil des Diaphragmas mit der Dorsalwand der Höhle verbinden (Fig. 21, dors. Diaphr. II) eine mehr und mehr quergestellte Lage annehmen (statt der sagittalen), so wird es klar, dass ein Stillstand in der Entwickelung des einen oder des anderen Endes des hinteren bogenförmigen Randes der genannten Membran d. h. der von uns sogenannten Pfeiler, welche die primitive pleuro-peritoneale Communicationsöffnung begrenzen (Fig. 15), nothwendiger Weise diesen oder jenen Grad des angeborenen Zwerchfelldefectes hervorrufen muss, je nach dem Stadium, in welchem der Stillstand eingetreten ist. Der höchste Grad des Defectes wird dann beobachtet, wenn die Hemmung in dem, einem Kaninchen von 9 mm Länge entsprechenden Stadium eintrat, resp. wenn der mittlere Theil der von uns sogenannten Verwachsungsbrücke selbst sich nicht entwickelte; wir haben dann nur den dorsalen Pfeiler, der ventrale kommt gar nicht zur Entwickelung. Die am Sternum vorfindlichen Rudimente sind als Reste des Ventraltheiles des Diaphragmas aus dieser frühen Periode zu deuten. Häufiger scheint es jedoch, dass der genannte Dorsalpfeiler zu wachsen fortfährt, und daher beim erwachsenen Menschen bei fast vollständigem Fehlen des Vordertheils des Diaphragmas, mehr oder weniger deutliche Spuren desselben an den letzten Rippen zu sehen sind.

Was nun die Oeffnungen betrifft, welche in der Mitte dieser oder jener Diaphragmahälfte beobachtet werden, so können sie entweder 1. in Folge irgend welcher pathologischen Processe mit Ausgang in ein perforirendes Geschwür und nachfolgender Vernarbung der Ränder entstehen, oder 2. was seltener ist, in Folge einer abnormen Verbreitung des Lockerungsprocesses des Gewebes in die Tiefe (bei der Abspaltung der Hinterwand der Primitivpericardialhöhle von dem Diaphragma).

Jedenfalls wird diese Frage in jedem einzelnen Falle durch die Untersuchung der Ränder der Oeffnung nach den allgemeinen Regeln entschieden werden müssen.

Nach dem in diesem ersten Theile unserer Arbeit Erörterten glauben wir folgende Thesen bezüglich der Säugethiere aufstellen zu können:

1. Die Spaltung der Seitentheile des Mesoblasten bei der Bildung des Coeloms geschieht nicht stetig von median- nach lateralwärts, sondern zugleich in grosser Ausdehnung, wobei jedoch die eine Zeit lang zurückbleibenden Verbindungsbrücken, mit Ausnahme einer, bald verschwinden.

2. Diese bleibende Verbindung, welche mit dem Namen „Verwachsungsbrücke" von uns bezeichnet wurde, führt den von der äussern Körperwand zum Herzen tretenden Venenstamm, und nimmt einen wesentlichen Antheil an der Bildung des Dorsaltheils des Zwerchfells.

3. Die Dicke beider Seitenplatten ist bei ihrer Entstehung verschieden; ebenso bestehen Unterschiede in jeder einzelnen Platte je nach den verschiedenen Bezirken des Embryo.

4. Am Vorderende erreicht die Spaltung nicht die lateralen Ränder des Mesoblasten, und wir haben auf diese Weise von Anfang an einen beiderseits und vorn geschlossenen Theil des Coeloms, da die Spaltung das Vorderende ebenfalls nicht erreicht. Dieser Theil ist die Primitivpericardialhöhle, die wir, zum Unterschiede von dem hinteren rein spaltenförmigen Theil des Coeloms, als röhrenförmigen Theil desselben bezeichnet haben. In dem hinteren Coelomabschnitte ist die Spaltung der Seitentheile des Mesoblasten vollständig, ohne bleibende Querbrücken.

5. Die ursprünglich paarige primitive Pericardialhöhle ver-

wandelt sich bald durch Auswachsen und Verschmelzung der Ventralwände in eine einzige Höhle, wobei zugleich die Anlage, oder vielmehr der Ort, wo später der Ventraltheil des Diaphragmas entsteht, gegeben wird. Es ist dieser das Septum transversum. (His.)

6. Der Dorsaltheil des Diaphragmas hat, wie bemerkt, seine Anlage in der Verbindungsbrücke, welche bei der Bildung des ursprünglichen Coeloms übrig bleibt: bei der weiteren Entwickelung tritt noch als zweiter Bestandtheil in denselben das Gewebe der Dorsalfläche der Massa transversa ein.

7. Die Massa transversa entsteht aus zottenförmigen Auswüchsen des Septum transversum und der Enden der Dottervenen einerseits, und aus der Einstülpung des Hypoblasten in Form des primitiven Leberganges andererseits.

8. Die Pleurahöhle, anfangs nur der mittlere Theil des gemeinsamen Coeloms, wird von vorne her durch das Wachsthum der Vorderfläche der Massa transversa geschlossen (Membrana pleuro-pericardiaca).

9. Die Schliessung dieser Höhle von hinten her, d. h. ihre Trennung von der definitiven Bauchhöhle, tritt viel später ein. Sie erfolgt in der Weise, dass beim weiteren Wachsthum der dorsalen Zwerchfellsanlage links und rechts je eine von zwei Pfeilern begrenzte Oeffnung übrig bleibt, welche nach längerer Zeit die Communication zwischen Pleura- und Peritonealhöhle vermittelt. Diese paarige Oeffnung verengt sich immer mehr bis zum völligen Schlusse (Kaninchenembryo von 19 mm Länge).

10. Das weitere Wachsthum und die Verschiebung der Pleurahöhle zugleich mit der Bildung der definitiven Pericardialhöhle geschieht in Folge der Differenzirung der Brustwand in zwei Schichten, eine innere und eine äussere, und in Folge des starken Wachsthums der letzteren lateral- und dorsalwärts.

11. Die Verschiebung der Pleurahöhle nach vorne wird noch von der relativen Fortbewegung der Wirbelsäule in derselben Richtung unterstützt.

II. Vögel.

Unsere Untersuchungen bezüglich der Vögel beschränken sich auf die Entwickelung des Hühnerembryo. Wir haben sämmtliche Stadien der Entwickelung ebenso genau wie die der Säugethiere

untersucht, allein angesichts der grossen Menge vortrefflicher Arbeiten über die Entwickelung des Hühnchens fühlen wir uns der Verpflichtung überhoben, alle Details zu schildern.

Ausführlicher werden wir demnach nur bei den Besonderheiten der Entwickelung auf dem uns vorliegenden Gebiete im Vergleich zu derjenigen der Säugethiere verweilen.

Die 1. Periode bietet nur Erscheinungen, welche mit den Beobachtungen an Säugethieren völlig identisch sind. Das Herz, zuerst, wie Dareste und Gasser[1]) nachgewiesen haben, doppelt, alsdann einfach, liegt im Vordertheil des Coeloms, welches beim Huhn in diesem Entwickelungsstadium viel mehr Raum einnimmt, als beim Kaninchen und sich hauptsächlich in frontaler Richtung erstreckt. Diese Höhle, die primitive Pericardialhöhle, dehnt sich rückwärts in Form eines paarigen Coeloms aus und begrenzt auf der Ventralseite des Embryo die fovea cardiaca. Die Dottervenen nehmen dieselbe Lage zu den Seitenwänden dieser Höhle ein, wie beim Kaninchen. Alles dieses, wie auch die nächstfolgenden Stadien, bedürfen keiner weiteren Beschreibung, zumal seit wir die Wachsnachbildungen von His haben. Diese erste Periode dauert beim Huhn ungefähr bis zur Mitte des dritten Tages.

Zweite Periode. Die Erweiterung der breiten, sich seitwärts ausdehnenden primitiven Pericardialhöhle in der Richtung nach dem Schwanzende zu ist beim Huhn bedeutend stärker als beim Kaninchen. Als gleichzeitige Erscheinung wird eine Verlängerung des gemeinsamen Stammes der vv. omphalo-mesentericae sichtbar. Dagegen ist die Vergrösserung der primitiven Pericardialhöhle in sagittaler Richtung verhältnissmässig überaus gering. Gleichsam zum Ersatze dafür tritt eine starke Wendung des Rückens des Embryo nach links ein, wobei seine linke Seite an die Dorsalfläche der Keimscheibe zu liegen kommt, und die beiden linken Seitenplatten an der Stelle der Biegung sehr nahe an einander kommen, die rechten dagegen nothwendigerweise auseinanderrücken. Das Herz, welches sonst auf der Ventralseite der gemeinsamen Keimscheibe lag, ist jetzt nach rechts gerichtet. Da auf dieser Entwickelungsstufe nur der vor der fovea cardiaca liegende Theil des Körpers sich wendet, so ist begreiflich, dass die Vorderfläche des Randes derselben, resp. das septum transversum, auf der

---

1) Gasser: Arch. für mikrosk. Anat. Bd. XIV. 1877.

linken Seite bleibt. Ungefähr in gleicher Höhe mit dem septum transversum liegt der Vereinigungspunkt der beiden Seitenplatten des Mesoblasten. Diese Vereinigung dient als Leiter der Ausläufer der äusseren Venen (vv. cardinales) in den sinus venosus und entspricht dem, was wir beim Kaninchen Verwachsungsbrücke genannt haben. In Folge der obenerwähnten Lage des Vordertheiles des Embryo wird nun klar, dass der an sich schon enge Raum, welcher aus der Pericardialhöhle in die gemeinsame Höhle auf der linken Seite führt, in dieser Periode, in Folge der weiteren Entwickelung des septum transversum und der Verwachsungsbrücke, sich in seinen Ventraltheilen völlig abschliesst. Auf der rechten Seite ist bereits das Vorhandensein der Verwachsungsbrücke deutlich erkennbar, und sie hebt sich bei der grösseren Entfernung zwischen den Platten des Mesoblasten sogar noch schärfer ab. Aus dem Gesagten ist ersichtlich, dass wir bis hierher noch eine völlige Identität in dem Vorgange der Differenzirung des primären Coeloms in seine späteren Abschnitte beim Säugethier und Vogel haben.

An Längsschnitten kann man wegen der spiralförmigen Drehung der Achse des Thieres nicht ad oculos den Nachweis der Verbindung zwischen der Höhle des primitiven Pericardiums und des gemeinsamen Coeloms in dessen dorsalem Theile erbringen, d. h. für die Theile dorsalwärts vom Septum transversum. Indessen vollständige Serien von Querschnitten überzeugen uns von der Existenz einer solchen Verbindung. Das Herz liegt, wie gesagt, auf der rechten Seite des Thieres und geht weit über den Ventralrand des Septum transversum hinaus, so dass die primitive Pericardialhöhle in ihrem ventralen Theile unmittelbar bis zur rechten Seite des paarigen Coeloms reicht, und folglich bildet das Septum transversum beim Huhn in diesem Entwickelungsstadium nur die Anlage jener Scheidewand, welche wir unter gleichem Namen am Kaninchen beschrieben haben (für die entsprechende zweite Periode der Entwickelung). Alle diese Erscheinungen werden am Embryo zu Ende des dritten Tages der Brutzeit beobachtet. Von da an beginnt die Umwandlung des Septum transversum in die Massa transversa, d. h. die folgende Periode.

Dritte Periode. Beim Kaninchen geht in der entsprechenden Periode, wie wir gesehen, die Bildung der Massa transversa und die Absonderung der Pericardialhöhle von der übrigen Coelomhöhle, besonders dorsalwärts, vor sich. Beim Huhn lässt sich die

letztere Erscheinung nicht allein in dem dorsalen Theile, sondern auch im ventralen beobachten.

Die Bildung der Massa transversa fällt, wie beim Kaninchen, mit der Entstehung der Leber zusammen und geht mit der Bildung der früher beschriebenen Zotten Hand in Hand. In so grosser Menge, wie beim Kaninchen, haben wir diese beim Hühnchen niemals vorgefunden, und, in Uebereinstimmung mit den übrigen Autoren, an der inneren Seitenwand der Pericardialhöhle sie nicht nachzuweisen vermocht.

Ueberdies ist hier die Betheiligung der Zotten an der Bildung der Leber überhaupt nicht so deutlich und bleibt sogar zweifelhaft. Wie dem auch sein mag, die für das Lebergewebe characteristischen Zellen breiten sich unter dem Mesoblasten an der Wand der Dottervenen und des sinus venosus aus, so dass Letzterer seinerseits in den Bestand der Leber übergeht. Die nach allen Seiten hin wachsende Massa transversa rückt auch in ventraler Richtung vor, indem sie sich mehr in eine Frontralebene zu der Ventraloberfläche des Herzens schiebt. Dieser Vorgang wird wahrscheinlich nicht wenig gefördert durch die Biegung des Vordertheiles des Körpers dorsalwärts, wie sie schon am dritten Tage deutlich sichtbar ist, um am vierten vollends ihr Maximum zu errreichen. Bei dieser Ausbiegung weicht das Herz ein wenig dorsalwärts aus, d. h. es rückt, wie wir oben erwähnt haben, mit seiner ventralen Oberfläche in die gleiche Frontralebene mit der Leber.

Gleichzeitig erfolgt, wie vom Säugethier bekannt, die Ergänzung der primitiven Pericardialhöhlenwand und Verstärkung der Letzteren durch das Vorschieben neuer Gewebsmassen vom Dorsum her in ventraler Richtung (vgl. Fig. 7, 8 und 47), wo die dickeren dorsalen Bezirke ventralwärts in die dünneren Wandungstheile übergehen und allmählich sich weiter vorschieben. Diese Gewebsmassen, welche wir kurz „Dorsalplatte" nennen wollen, wachsen nicht blos an der Aussenwand der Pericardialhöhle herum, sondern gehen auch nach innen, an der Vorderfläche der Massa transversa hin (s. Fig. 47, ventr. und mittl. Diaphr.), indem sie sich selbstverständlich unter das Epithel des Coeloms lagern. Demgemäss werden wir am fünften Tage an Längsschnitten, welche successive von lateral- nach medianwärts einander folgen, Nachstehendes sehen: Die lateralen Schnitte zeigen die Pericardialhöhle ganz geschlossen und von der Leber durch eine ziemlich dicke

Membran von festem Bindegewebe (unserer Dorsalplatte) gänzlich gesondert. An weiter medianwärts geführten Schnitten sieht man die Membran in rapider Weise immer feiner werden, und es bleibt schliesslich von ihr nur ein dorsales Stück; daher liegt denn der ventrale Theil der Massa transversa resp. der Leber mit seiner Vorderfläche, welche von dem cylindrischen Epithel des Coeloms bedeckt ist, geradezu in der Pericardialhöhle. An einem gerade in der Medianebene geführten Schnitte ist die ganze Vorderfläche der Leber mit ihrer genannten Coelom-Epithelbekleidung frei und geht dorsalwärts in die Herzwand über. Die Pericardialhöhle steht an dieser Stelle noch mit der übrigen Coelomhöhle ventralwärts in Verbindung.

Zu Anfang des sechsten Tages ist die ganze vordere Oberfläche der Leber von der obenerwähnten Schicht Bindegewebe bedeckt und die ventrale Oeffnung auf dem Grunde der Pericardialhöhle ganz geschlossen. Und so haben wir dann erst jetzt eine Pericardialhöhle und eine hinter derselben liegende Massa transversa, die mit dem entsprechenden Gebilde beim Kaninchen zu Beginn der dritten Entwickelungsperiode völlig identisch ist. Die Bedeutung der einzelnen Theile der Massa transversa soll weiter unten bei der Beschreibung der definitiven Bildungen dargelegt werden.

Beim Kaninchen erfolgt in dieser Periode die Schliessung der Pericardialhöhle auch in der dorsalen Abtheilung. Beim Huhn ist es leider in den ersten Perioden der Entwickelung (den ersten 3 Tagen) unmöglich, den dorsalen Theil des Coeloms als ununterbrochene Höhle in Längsschnitten zu erhalten, weil ausser der Krümmung der Achse des Thieres auch noch die Lungen dem entgegenstehen, in Folge ihrer zahlreichen Verwachsungen mit den umgebenden Wänden. An Sagittalschnitten gelingt es die dorsale Verbindung der Pericardialhöhle mit der Bauchhöhle erst an fünftägigen Embryonen darzustellen. In diesem Stadium erzielt man Sagittalschnitte, die der Figur 35 durchaus ähnlich sind, nur ist die Lunge an die Massa longitudinalis, nicht an die Massa transversa angewachsen, wie auf jener Figur, und demnach liegt die Verbindung der betreffenden Höhlen an der Ventralseite der Lunge. Uebrigens besitzen wir Längsschnitte von der rechten Seite desselben Kaninchens, von welchem das Präparat zu Fig. 35 genommen ist, und hier stimmt das Verhältniss der einzelnen Theile zu ein-

ander ganz mit dem obenbeschriebenen am Hühnerembryo überein. In derselben Periode schliesst sich auch beim Huhn die dorsale Communication der Pericardialhöhle mit dem Peritonealraume. Von den drei Momenten, welche beim Kaninchen dazu erforderlich sind, vermochten wir beim Huhn nur eines nicht nachzuweisen, nämlich die Neubildung des dorsalen Theiles der Membrana pleuro-pericardiaca (s. z. B. Fig. 34, membr. pl.-per. II). Beim Huhn übernimmt augenscheinlich deren Rolle eine verhältnissmässig stärkere Wucherung der Massa longitudinalis nach der Seite hin. Die völlige Scheidung der in Rede stehenden Höhlen findet erst am Ende des sechsten Tages statt.

Vierte Periode. In diese Periode fällt die Scheidung der Pleurahöhle von der Peritonealhöhle, d. h. die Bildung des primitiven Dorsaltheiles des Diaphragmas. Combinirt man die Bilder von Schnitten nach allen drei Richtungen, so erhält man Folgendes: Die Pleurahöhle wird von der dorsalen und den lateralen Seiten durch die gleichnamigen Wände des Coeloms begrenzt. Auf der Ventralseite im Vordertheil wird die Grenze durch die Stelle des Zusammenwachsens der Massa longitudinalis mit den Enden der V. jugularis, resp. des ductus Cuvieri, die während dieses Stadiums ebenfalls in sagittaler Richtung liegen, gebildet. Verfolgen wir nun die oben erwähnten Verwachsungen in der Richtung nach dem Schwanzende, so sehen wir, dass sie sich auch dann noch fortsetzen, wenn das Lumen des ductus Cuvieri auf den Schnitten nicht mehr zu sehen ist, was der Verwachsungsbrücke bei den Säugethieren homolog ist. Die Homologie wird noch vollständiger, wenn wir die genannte Bildung noch weiter rückwärts verfolgen: An Querschnitten hat diese Brücke eine halbmondförmige Gestalt und liegt in sagittaler Richtung, indem sie ganz dasselbe Bild bietet wie das dorsale Diaphragma II des Kaninchens auf Figur 21. Sodann bricht auf Querschnitten diese Brücke ab, indem sie an beiden Enden Pfeiler bildet, und durch die so entstandene Oeffnung steht die Pleurahöhle unmittelbar mit der späteren Peritonealhöhle in Verbindung, wie in Figur 32 beim Kaninchen.

Dies alles zeigt sich am Huhn am siebenten Tage der Bebrütung. Doch fällt uns hier auch eine Besonderheit auf, welche das allgemeine Bild der Schnitte auf den ersten Blick dem entsprechenden der Präparate von Säugethieren unähnlich macht. Bei Letzteren ziehen sich die Seitentheile des dorsalen Abschnitts des Diaphragmas

nach der Dorsalfläche der Massa transversa (Fig. 34, dors. Diaphr. oder Fig. 21 dors. Diaphr. II) hin, die bereits in der Mitte mit der Massa longitudinalis verwachsen ist, während die Lungen zu beiden Seiten derselben liegen. Nicht so beim Huhn. Hier hängt die Massa longitudinalis mit der transversa nicht im medianen Bezirke, sondern nur rechts und links zusammen mit je einem Schenkel. Die Massa longitudinalis ist aber weiter kopfwärts auch im medianen Bezirke mit der Massa transversa verwachsen, vgl. das für die 3. Periode Gesagte. Sie gleicht also einer medianen Leiste, welche caudalwärts sich in 2 Schenkel spaltet; diese fassen einen kopfwärts vorgeschobenen Zipfel der Peritonealhöhle zwischen sich. In diesem Zipfel liegt die Dorsalfläche der Leber frei. Hier ist also die Ventralfläche der Massa longitudinalis sehr breit und geht jederzeit in die oben beschriebenen Brücken über (Fig. 21 dors. Diaphr. II). Nimmt man noch hinzu, dass die Lungen in der so beschränkten paarigen Höhle der Pleura nicht nur an den Sagittalrand der Massa longitudinalis, sondern vornehmlich auch an die Dorsalfläche der beiden seitlichen Schenkel der Letzteren befestigt sind, so ergibt sich, dass es nicht leicht ist, in den eben erwähnten Bildungen das Mittelstück des dorsalen Diaphragmas des Kaninchens wieder zu finden (Fig. 21, dors. Diaphr. I). Um die Zahl der Zeichnungen nicht zu vermehren, richten wir an den Leser die Bitte, sich auf Fig. 21 die Leber als von dem dorsalen Diaphr. I, II und III gesondert vorzustellen, dies genügt, um eine richtige Vorstellung von einem Schnitte dieser Entwickelungsstufe des Huhns am 7. Tage der Bebrütung zu gewinnen. Der Uebergang des geschilderten dorsalen Theiles des Diaphragmas in die vordere Fläche der Massa transversa, resp. in den ventralen Theil des primitiven Diaphragmas ist derselben Erscheinung am Kaninchen gleich und erfordert demnach keine Beschreibung. Der ganze Unterschied zwischen der Entwickelung des Huhns und des Kaninchens kann demgemäss für diese Periode so formulirt werden: Beim Kaninchen legt sich das Mittelstück des dorsalen Diaphragmas (dors. Diaphr. I) längs der Dorsalfläche der Leber, beim Huhn längs der Ventralfläche der Lungen an. Das ist alles, was in Betreff der Ventralwand der Pleurahöhle zu sagen wäre.

Die vordere Wand ist nach dem oben (bei der 3. Periode) beschriebenen Processe vollkommen ausgebildet. In Folge der vom dorsalen Ende ausgehenden Absonderung der Leber von der

Vorderfläche der Massa transversa hat die Letztere an dieser Stelle das Aussehen einer Membran; der ductus Cuvieri ist ebenfalls abgesondert; hieraus ist erklärlich, dass die Längsschnitte ein Bild der Membrana pleuro-pericardiaca geben, das sich von dem der Fig. 39 in nichts unterscheidet.

Ueber Zeit und Art des Verschlusses der hinteren Oeffnung der Pleurahöhle vermögen wir nichts zu sagen; wir wissen nur dass bis zum elften Tage noch unbeschränkte Communication zwischen der Pleura- und der Bauchhöhle besteht.

Somit sind die Erscheinungen der ersten 4 Perioden, in denen das primitive Pericardium und Diaphragma entstehen, bei den Thieren beider Classen im Wesentlichen durchaus gleich.

Die Verschiedenheit beginnt erst mit der Entstehung der definitiven Formen, d. h. in der folgenden Periode.

Fünfte Periode.

a. Bildung des definitiven Pericardiums.

Eine Spaltung der Vorderfläche der Massa transversa in den ventralen Theil des Diaphragmas und das definitive Pericardium tritt beim Huhn nicht ein. In Folge der Sonderung der Leber von der Vorderfläche der massa transversa geht das gesammte Gewebe dieser Fläche in den Bestand des definitiven Pericardiums über, welcher mit dem Diaphragma verwachsen ist. Die isolirten (definitiven) Seitenwände der definitiven Pericardialhöhle entstehen aus den primitiven Wandungen in derselben Weise wie beim Kaninchen; nur tritt hier die Leber an Stelle der Lunge, indem sie beim Weiterwachsen die definitive Pericardialwand von der Körperwand gleichsam spaltet. Es gilt hier bezüglich dieses Processes übrigens alles früher vom Kaninchen Gesagte. Die Entstehung der definitiven Dorsalwände der Pericardiumhöhle, soweit diese als selbständige Gebilde vorhanden sind, findet viel später statt und ist durch die Bildung der Luftsäcke bedingt.

b. Bildung des definitiven Diaphragmas.

Der ventrale Theil des Diaphragmas bildet, wie wir gesehen, einen Bestandtheil des definitiven Pericardiums; der dorsale, welcher Anfangs die vollständigste Homologie mit dem entsprechenden

Gebilde bei den Säugethieren zeigt, entbehrt im definitiven Zustande der Muskeln. Er hat die Form eines überaus feinen Häutchens, in dessen Mitte sich die tendinöse Membran mit radial gelagerten Fasern befindet; dieser Theil ist rund und hat scharfe zickzackförmige Ränder. In dem Fehlen des Muskelgewebes am Diaphragma der Vögel können wir einen der stärksten negativen Beweise für die Entstehung dieses Gewebes aus den in den äussern Schichten des dorsalen Theiles des Embryo liegenden Keimen erblicken. So deutlich beim Kaninchen die Ausbreitung eines sich intensiv färbenden Gewebes von besagter Stelle nach den Seitenwänden der Pericardialhöhle und von dort nach dem primitiven Diaphragma war, so beobachten wir beim Huhn eine geradezu entgegengesetzte Erscheinung: trotz verhältnissmässig weit vorgeschrittener Entwickelung (etwa von 8 Tagen), wo in den Aussenwänden neben den Muskeln schon die Rippenknorpel zu sehen sind, findet sich hier keine Spur von einem Uebergange eines derart sich verhaltenden Gewebes von besagter Stelle aus in das Diaphragma.

Es erübrigt noch ein Wort über die Ortsveränderung der Organe zu sagen. Oben ist auf die Form- und Ortsveränderung der Vorderfläche der Leber hingewiesen worden; sie aber spielt allein eine Rolle bei der Bildung der definitiven Form der von uns behandelten Membranen. Was die Lunge betrifft, so ruft nur ihre allmähliche Abspaltung von der Dorsalfläche des Mittelstücks des Dorsaldiaphragmas den Uebergang des Letzteren in die definitive Form hervor. Die eigentliche Verschiebung dagegen hat, weil ausschliesslich dorsalwärts und in der Richtung nach dem Kopfe erfolgend, keine Bedeutung für die Bildung des Pericardiums, wie schon bemerkt wurde, denn die definitive Wand bildet sich an dieser Stelle zugleich mit den Luftsäcken.

III. Reptilien.

Die Untersuchung an ausgewachsenen Eidechsen weisen unumstösslich nach, dass der ventrale, in den Bestand des Pericardiums übergegangene Theil des Diaphragmas völlige Identität mit dem entsprechenden Theile beim Huhn bewahrt; der dorsale Theil des Diaphragmas ist dagegen verhältnissmässig bedeutend stärker entwickelt, so dass er im Verein mit der hintern und einem Theile

der Seitenwand einen blinden Sack vorstellt, der nach dem Kopfende zu geschlossen, nach der Bauchhöhle zu offen ist. Somit stellt die Höhle dieses Sackes die Pleuralhöhle vor, und in ihr findet zum Theil der obere Abschnitt der Lungen Platz. In Beziehung auf die Entwickelungsstufe erinnert dieser Theil lebhaft an einen 11 mm langen Kaninchenembryo. Für die Geschichte der früheren Entwickelungsstadien führen wir in Ermangelung eigener Untersuchungen die Meinung Rathke's über die Entwickelung eines andern Thieres derselben Klasse an: Rathke [1]) sagt bezüglich der Entwickelung der Natter: „Wenn bei der Natter und bei dem Hühnchen die Leber soeben erst entstanden ist, das Herz also noch sehr weit nach vorn liegt, habe ich niemals mit Bestimmtheit eine Andeutung von Herzbeutel bemerken können. Nur erst, wenn die Leber sich soweit vergrössert hat, dass sie die Form eines Hufeisens besitzt, von einer beträchtlichen Masse Blastems umgeben ist und unten, wie seitwärts, die Vereinigungshaut berührt, wird der erste Schritt zur Bildung des Herzbeutels gethan. Ich möchte vermuthen, dass der Herzbeutel eigentlich aus einem Blastem, das sich besonders an der vorderen Seite der Leber anhäuft, seinen Ursprung nimmt, in der Art, dass dieses Blastem nach vorne immer weiter hervorwuchert und nun, indem es sich zum Theil an der unteren Seite des Munddarmes, zum Theil an der inneren Fläche der untern Vereinigungshaut hält, über das Herz nach vorne herüberwächst, bis es zum Fretum hingelangt ist, worauf es sich endlich von der Leber sondert und mit den es umgebenden Körpertheilen nur verklebt bleibt."

Die von jenem Autor ausgesprochene Vermuthung ist eine directe Uebertragung der Resultate seiner Untersuchungen an Vögeln auf die Natter. Der erste Theil hingegen ist eine Beobachtung und bestätigt, wie wir sehen, nur die Wahrscheinlichkeit der in der zweiten Hälfte des Citats ausgesprochenen Hypothese.

IV. Amphibien.

Die ersten Entwickelungsstadien des Frosches zu erforschen, ist uns nicht gelungen, da das früheste Stadium, welches uns vorlag, bereits die vollständig abgeschlossene primitive Pericardialhöhle aufwies. Ueber den Verlauf dieses Abschlusses verweisen

1) H. Rathke: Entwickelungsgeschichte der Natter. Königsberg 1839.

wir auf Götte[1]), dessen Darstellung hier folgen möge: „Da nun die von beiden Blättern (es ist von den beiden Seitenplatten die Rede) eingeschlossenen grösstentheils noch spaltenförmigen Lücken im Herzraume die künftige Pericardialhöhle, im Rumpfe die sogenannte Pleuroperitonealhöhle darstellen, so ergibt sich daraus die kontinuirliche einheitliche Anlage beider Höhlen.

Die Schliessung der Höhle geht aber nach Götte folgendermassen vor sich: „Die vom Visceralblatte überzogene Vorderfläche der Leberanlage bildet den grössten Theil der Hinterwand der Pericardialhöhle (offenbar das septum transversum). Diese, dem eigentlichen Darmcanal und verschiedenen seiner Anhangsorgane angehörigen Visceralblattflächen bleiben dort, wo sie an die Leibeswand anstossen, d. h. unter der vorderen Leberfläche, zur Seite derselben, des Venensackes und des horizontalen oberen vorderen Abschnittes (Lungenwurzel) mit dem Parietalblatte in Berührung, um von dort aus die betreffenden Eingeweide weiter einzuscheiden. An jener Berührungsgrenze zieht aber das Parietalblatt nicht eben weiter, sondern schiebt auf jene Visceralblattflächen eine kurze Falte vor, welche mit ihnen nach einiger Zeit verwächst und so die Pericardialhöhle auch gegen die Pleuroperitonealhöhle vollends abschliesst." — Weiter bildet sich die Duplikatur von der Falte des Parietalblattes und, soweit diese Duplikaturen den Rand der Scheidewand bilden, so weit allein wird sie selbstständig, während die gleichsam von diesem Rande umschriebene grosse mittlere Lücke nur durch eingeschobene Eingeweide, die Leber und die Lungenwurzel, ausgefüllt wird[2])."

Die eben erwähnte Lücke schliesst sich allmählich, und auf diese Weise erhalten wir — nach unserer Terminologie — den Ventralabschnitt des primitiven Diaphragmas, an dessen hintere Oberfläche die Leber sich legt. Die Abbildungen in Götte's Atlas (Taf. XVI, Fig. 298) zeigen uns, dass die Anlage der Lungen sich unter dem primitiven Diaphragma befindet. Aus der weiteren Entwickelung ersehen wir, dass die Wände des von der primitiven Pericardialhöhle abgetrennten Coeloms wachsen und den im Umfange sich vergrössernden Lungen und der Leber Raum machen; die Letztere wird auch von dem ventralen Theil des primitiven

1) Götte: Die Entwickelungsgeschichte der Unke. 1875. p. 746.

2) l. c. p. 749.

Diaphragmas gelöst. So entwickelt sich das definitive Pericardium, welches mithin aus einem Theile der abgeblätterten inneren Schicht der Aussenwand des Coeloms und aus dem ganzen Ventralabschnitt des primitiven Diaphragmas besteht. Ueber die Anlage des Dorsalabschnittes des Diaphragmas sagt Götte folgendes: „Sie (Dorsal- und Stammvene) haben zuerst, wie alle grossen primitiven Gefässe, keine Mündung, sondern endigen blind im obersten Abschnitte jener Falte des Parietalblattes, welche dieses auf die pericardiale Visceralblattfläche der Leber vorschiebt; während der Verwachsung jener sich berührenden Blätter durchbrechen die ductus Cuvieri diese sie von der Höhle des Venensackes trennende Scheidewand und münden dann seitlich in den letzteren ein“ (p. 765).

Man darf aus diesen Worten schliessen, dass sich der Dorsalabschnitt des Diaphragmas durch Verwachsung der die Gefässe begleitenden Gewebsmassen mit der massa longitudinalis, welche an das Herz grenzt, bei dem Vorschieben der Gefässe gegen das letztere bildet.

Bei ausgewachsenen Thieren geht von dem dorsalen Vorderrande der Leber eine feine Membran nach der Hinterwand der Pleuraperitonealhöhle, wie derselbe Forscher nachgewiesen hat. Darüber spricht er sich (pag. 803) so aus: „Diese beiden Wände und die Hinterwand des Pericardialsackes bilden nun eine die Rumpfhöhle quer durchsetzende, nach vorn und oben gewölbte Scheidewand, ein vollkommenes Homologon des Zwerchfells“.

An grossen Exemplaren ungarischer Frösche haben wir ermittelt, dass die Membranen von der Leber aus nicht bloss nach der hinteren Oberfläche des Coeloms gehen, sondern auch sich ziemlich weit nach den Seitenwänden zu erstrecken. Beim Frosch haben wir also: den ventralen Theil des Diaphragmas, der in den Bestand des definitiven Pericardiums übergegangen ist, wie beim Huhn und der Eidechse; der dorsale Theil dagegen befindet sich in einem unvollkommenen Zustande, indem er die Pleurahöhle bei weitem nicht abschliesst, ungefähr auf der Entwickelungsstufe eines 10 mm langen Kaninchenembryo.

V. Fische.

Embryologische Untersuchungen haben wir nur über die Entwickelungsgeschichte des Lachses angestellt und auch das ohne

Berücksichtigung der ersten Stadien; die andern, unten angeführten Fischarten haben wir nur im Zustande der Reife untersucht. Ein Lachsembryo am 40ten Tage nach der Befruchtung erinnert im Bau seines Coeloms am meisten an den Kaninchenembryo, wie wir ihn als Typus der ersten Periode (von 9 Tagen) angenommen haben. Stellen wir uns ein Kaninchen auf dieser Entwickelungsstufe vor, so wird nach Abzug der Besonderheiten der im Coelom befindlichen Organe die Aehnlichkeit mit dem Fische auf derselben Stufe eine überraschende. In diesem Stadium liegt uns der primitive Herzbeutel der Fische mit einem sagittalwärts verhältnissmässig langen und frontalwärts sehr breiten septum transversum vor, was von dem langen Radius der von der Dotterblase gebildeten Kugel abhängt.

Nach der Letzteren ziehen sich die Seitenwände des septum transversum hin, indem sie eine spaltförmige Oeffnung zwischen sich und der dorsalen Wand des Coeloms, d. h. die Communication der Pericardialhöhle mit dem allgemeinen Coelom, lassen. In späteren Entwickelungstadien wird diese Communication unterbrochen. Ob dies, wie man gewöhnlich annimmt, und wie Götte es bei der Unke beschrieben hat, durch directe Verwachsung geschieht oder durch die Fortwucherung des ungespaltenen Mesoblastvordertheils nach hinten zur verschmälerten Dotterblase hin, wie wir nach den analogen Erscheinungon an Säugethieren anzunehmen geneigt sind, und ob vielleicht hier auch jener Process, den wir in der zweiten Periode beschrieben, eine Rolle spielt, ist gleichgültig: als Resultat bleibt jedenfalls eine Communication der primitiven Pericardialhöhle mit dem Coelom nur im dorsalen Theile.

Am 51ten Tage nach der Befruchtung konnten wir an Fischen die Existenz auch dieser Communication nicht mehr entdecken. An Querschnitten aus dieser Entwickelungsperiode finden wir, wenn wir vom Kopfende beginnen, dass die hintere ununterbrochene Wand durch Bindegewebe gebildet wird und in der Medianlinie Durchschnitte des Darmkanals enthält; weiter nach dem Schwanzende zu bilden den dorsalen Theil Längsschnitte der nach dem Herzen gehenden Gefässe, und noch weiter sehen wir bereits dorsalwärts von ihnen die Höhle des Bauchtheiles des Coeloms, wobei schon die Elemente der Leber sichtbar werden; dorsalwärts bewirken also die Gefässe die Scheidung und zwar gerade an dem oberen dorsalen Theile der Leber.

Dies wird durch die Längsschnitte vollauf bestätigt.

Die Leber wächst, wie beim Huhn, von der Dorsal- nach der Ventralseite zu, indem sie unter das Septum transversum rückt und, wiederum wie beim Huhn, nur in ihrem dorsalen und den lateralen Theilen mit jenem verwächst. Das Septum transversum selbst erreicht um diese Zeit eine sehr bedeutende Dicke. Wir konnten nicht herausbringen, ob an diesem letzteren Processe auch die Aussenwände Theil nehmen, wie wir dies oben für die Säugethiere, Vögel und Amphibien behauptet haben. Jedenfalls liegt ein Unterschied darin, dass bei den Fischen die Leber caudalwärts vom Septum transversum liegt, wenn es schon fast vollständig entwickelt ist und nach unserer Terminologie den ventralen Theil des primitiven Diaphragmas bildet. Dies Gebilde dient in seiner Vorderfläche, wie bei allen bisher behandelten Classen, zur Formation des Pericardiums. An Knochenfischen sehen wir zuweilen deutlich, dass die oberste Schicht des Ventralabschnittes des primitiven Diaphragmas sich zu einem selbstständigen Herzbeutel abgesondert hat. Auch die Seitenwände des primitiven Pericardiums bleiben nicht ohne Antheil an diesem Process, ihre innere Schicht blättert sich stellenweise ebenfalls von den tiefern Schichten entweder ganz ab, oder ist mit den Letzteren nur durch ein lockeres Gewebe verbunden. Bei den Fischen aber geht das Homologon der Lungen, die Schwimmblase, indem sie in der Peritonealhöhle bleibt, nicht hinter die primitive Pericardialhöhle hinaus; dagegen findet die Differenzirung der Schichten der primitiven Pericardialhöhlenwand in ganz derselben Weise wie bei den Säugethieren statt. Das ist wieder ein Factum, welches für die selbstständige Bildung des definitiven Pericardiums ohne Beeinflussung durch die Einschiebung der Lunge spricht.

Für den ventralen Theil des Diaphragmas wollen wir noch Belege von ausgewachsenen Thieren der niederen Vertebraten anführen und wollen, ohne uns in die Entwickelungsgeschichte einzulassen, nur auf die Gleichheit ihres Baues mit den embryonalen Stadien höherer Thiere hinweisen.

So lebt Petromyzon Planeri mehrere Jahre in der Gestalt des sogenanten Ammocoetes, und während dieser Zeit communicirt die Pericardialhöhle mit der Bauchhöhle nach beiden Seiten hin. Hier haben wir gleichsam die Eigenthümlichkeit, dass die

Leber, indem sie von der Dorsalseite her sich entwickelt, an dem Septum transversum fortwuchert und die ventrale Wand zu einer Zeit erreicht, wo die laterale Communication der primitiven Pericardialhöhle mit der übrigen Coelomhöhle noch nicht unterbrochen ist. Man braucht sich nur ein Kaninchen in der typischen Form der ersten Periode zu vergegenwärtigen, wenn die Leber in der Massa transversa sich schon gebildet hat, um eine Vorstellung von dem Verhalten bei Ammocoetes zu bekommen.

Bei Myxine hat J. Müller eine andere bemerkenswerthe Erscheinung beobachtet. Es findet nämlich hier die Communication der Bauchhöhle mit der Pericardialhöhle in dem dorsalen Theile des Bodens der Letzteren statt.

„Das Herz der Myxinoiden liegt", schreibt J. Müller[1]), „in einem mit der Bauchhöhle offen zusammenhängenden Herzbeutel. Dieser Beutel, aus einer Fortsetzung des Peritoneums gebildet, liegt mit seinem mittleren Theil, worin die Herzkammer, unter der Speiseröhre und über der vorderen Leber, die obere Seite dieses Leberlappens wird in ihrer vordern Hälfte bis an die Gallenblase von der untern Wand dieses Beutels überzogen, während die hintere Hälfte der obern oder dorsalen Fläche dieser Leber und ihre ganze ventrale Fläche der eigentlichen Bauchhöhle angehören und von ihrer serösen Haut überzogen werden. Nach links setzt sich der Herzbeutel zwischen Herzkammer und Speiseröhre in denjenigen Theil derselben fort, welcher die Vorkammer enthält", und weiter: „so wie der mittlere Theil des Herzbeutels, worin die Kammer sich nach links in einen grossen der Vorkammer bestimmten Blindsack fortsetzt, so dehnt er sich nach rechts in einen weiten analogen Raum aus, welcher aber nicht blindsackig abgeschlossen ist, sondern durch eine weite Oeffnung mit der Bauchhöhle communicirt. Die vordere Wand dieses Raumes wird gebildet von einer membranösen Duplicatur, deren oberes Blatt dem Herzbeutel, deren unteres Blatt dem Peritoneum angehört. Beide gehen am hintern scharfen Rande dieser Duplicatur in einander über. Diese Duplicatur kann daher als eine Falte des Peritoneums angesehen werden, welche sich vom vordern Ende der Bauchhöhle zwischen dem rechten Rande des vordern Leberlappens

1) Abhandlungen der kgl. Akad. d. Wissenschaften zu Berlin 1839.

und der Seitenwand des Bauches herabzieht, so dass das untere Blatt dieser Falte sofort auch über die Bauchfläche des Leberlappens sich fortsetzt, während das obere Blatt dem rechten Herzbeutelraum angehört und sich über den an den Herzbeutel stossenden vorderen Theil der obern Fläche des gedachten Leberlappens hinbegiebt. Hinter dieser Falte im rechten vordern Theil der Bauchhöhle ist der freie weite Eingang aus der Bauchhöhle in den Herzbeutel.

Die Anordnung des Herzbeutels bei den Myxinoiden hat daher viele Aehnlichkeit mit der Bildung des hinteren obern Peritonealsacks oder Winslowischen Beutels beim Menschen und den Säugethieren, nur dass dieser hinter dem Magen, der Herzbeutel der Myxinoiden aber vor oder unter der Cardia quer hingeht. Es versteht sich von selbst, dass diese Aehnlichkeit nur die Form, nicht die Wesenheit beider Bildungen angeht."

Nach unserer Betrachtung dieses Gebiets meinen wir besagte Bildung mit einem Kaninchenembryo im 8. Tage in Vergleich setzen zu dürfen, d. h. dass die Communication zwischen Bauch- und Pericardialhöhle an der rechten Seite der Myxinoiden derselben beim Kaninchen im genannten Stadium vollständig entspricht.

In Betreff des dorsalen Theiles des Diaphragma hätten wir kaum etwas zu bemerken. Das Homologon der Lungen, die Schwimmblase, haben wir beim Lachs am 57. Tage nach der Befruchtung, also an Fischen, die noch nicht aus dem Ei geschlüpft waren, beobachtet. In diesem Stadium hat die Blase bereits ein kleines Lumen und sieht an Längsschnitten wie eine sackähnliche Ausbuchtung der Dorsalwand des Darmkanals aus, ihr freiliegender Theil befindet sich in der Rumpfhöhle.

Im Laufe der Zeit nimmt bei Fischen von 16 mm Länge die Blase fast die ganze Länge des Dorsaltheiles der Rumpfhöhle ein und ist mit demselben Häutchen bedeckt wie die ganze eben genannte Höhle, d. h. mit dem Peritoneum. Kurz, es existirt bei den Fischen auch nicht die leiseste Andeutung eines Dorsaltheiles des Diaphragmas.

Das ist, was wir über das uns beschäftigende Gebiet bei den Fischen sagen können.

Obwohl wir gar nicht die Absicht hatten, hier alle Abtheilungen der Vertebraten aufzuführen, so empfinden wir darum doch nicht minder lebhaft die bedeutende Lücke in dieser Abtheilung

unserer Arbeit: den Mangel einer Beschreibung des Baues des Amphioxus lanceolatus auf dieser Entwickelungsstufe. Wir besitzen nur Serien von Querschnitten von diesem Thiere, befriedigende Längsschnitte gelang es uns nicht zu erhalten, vielleicht zum Theil wegen der langen Aufbewahrung der betreffenden Exemplare in Spiritus. Wir können leider auch nichts Positives aus der Litteratur anführen, da bis jetzt der Bau des Coeloms beim Amphioxus lanceolatus ein in den Details bei weitem noch nicht genugsam erforschtes Object bildet, während diese Details gerade für unsere Untersuchungen von Wichtigkeit sind.

Wenn wir alle von uns behandelten Thiertypen nach dem Grade der Abnahme der Differenzirung und dem Grade der Entwickelung des Diaphragmas eintheilen, so erhalten wir folgende Reihe:

1. Der ventrale und dorsale Theil des Diaphragmas sind völlig entwickelt, d. h. sie trennen vollständig den einen Theil des Coeloms von dem andern, und haben Muskeln. Das Pericardium ist, abgesehen von zwei dünnen Lamellen, durchaus vom Diaphragma abgesondert. — Das Kaninchen.

2. Dasselbe wie 1; doch ein Theil des Diaphragmas bleibt mit dem Pericardium verwachsen. — Der Mensch.

3. Dasselbe wie 2; aber das Diaphragma enthält keine Muskeln und sein ventraler Theil ist ganz in den Bestand des Pericardiums aufgegangen. — Das Huhn.

4. Dasselbe wie 3; aber der dorsale Theil ist nicht vollkommen ausgebildet, befindet sich im primitiven Zustande (Eidechse) und in einem noch unfertigen Zustande der Entwickelung (Frosch). Hierher dürfen auch mit vollem Recht die fehlerhaften Bildungen in dem vordern Theile des Diaphragmas beim Menschen gerechnet werden.

5. Dasselbe wie bei 4; aber das Diaphragma, resp. sein ventraler Theil bildet ein einheitliches Ganze mit einem Theile des Pericardiums und es bleibt auf der Entwickelungsstufe des Septum transversum stehen. — Die Myxinoiden und Ammocoetes.

Die Entwickelungsgeschichte der letztgenannten Thiere ist nicht ganz aufgeklärt, und so kann man bei ihnen noch nicht mit Sicherheit von homologen Bildungen sprechen und möchte ich daher das unter Nr. 5 Gesagte nur als eine Vermuthung betrachtet wissen.

6. Der völlige Mangel des dorsalen Theiles des Diaphragmas, obgleich das Pericardium eine gewisse Art von Differenzirung vom Diaphragma aufweist, mehr sogar als beim Vogel, so dass man an Schnitten eine Schichtung mit zwischengeschobenem lockerem Gewebe erkennt. — Der Lachs. — Es ergiebt sich aus diesem Verhalten, dass die Telostier hinsichtlich der Bildung ihres Diaphragmas eine Sonderstellung einnehmen und sich in der nach Massgabe der Entwickelung des Zwerchfells geordneten Reihe der Vertebraten nicht an den Platz stellen lassen, der ihnen sonst im System zugewiesen wird.

Erklärung der Abbildungen auf Taf. III—VI.

Da für unsere Ziele nur das topographische Verhältniss der Gewebe und Organe von Bedeutung ist, so geben wir auf den Abbildungen nicht die Zellenstructur derselben wieder, sondern bezeichnen sie durch verschiedene Linien: die nach links gesenkten Striche bezeichnen den Epiblast, die nach rechts gesenkten den Hypoblast, die verticalen das Lebergewebe und die horizontalen das Lungengewebe.

In die Lumina der Blutgefässe wurden überall schematische Andeutungen von Blutkörperchen hineingezeichnet, um die Gefässe ohne weitere Erklärung an den Figuren als solche erkennen zu lassen.

A. Querschnitte.

Fig. 1—5. 9tägiger Kaninchen-Embryo, 48 mal vergrössert. Die Ziffer in Klammern bezeichnet die Nummer des Präparats in der lückenlosen Schnittreihe vom Schwanzende gerechnet. Diesem Embryo entsprechen die Sagittalschnitte Fig. 27—29.

Fig. 6. Embryo zwischen 9 und 10 Tagen, 23 mal vergr. (Nach einem Präparate von Dr. G. Renson.)

Fig. 7—8. Embryo etwas jünger als von 10 Tagen; Fig. 7 entspricht dem mehr nach vorne gelegenen Schnitte. (Sagittalschnitte: Fig. 30—31, Frontalschnitte: Fig. 42.)

Fig. 9—12. Embryo von 5 mm Länge (11 Tage), vom Kopfende an gerechnet, Vergr. 39. (Sagittalschnitte: Fig. 32.)

Fig. 13—17. Embryo von 9 mm Länge (13 Tage), die Nummern der Präparate vom Kopfende gerechnet. Vergr. 20. (Entsprechende Fig. 33—37 und 47, 43, 43.)

Fig. 18—22. Embryo von 11 mm Länge (14 Tage). Nummern vom Kopfende an. Vergr. 21. (Sagittalschnitte 38—40, Frontalschnitte 45—46.)

Fig. 23. Embryo von 15 mm Länge (16 Tage). Vergr. 12.

Fig. 24—25. Embryo von 18 mm Länge (18 Tage). Vergr. 12. (Sagittalschnitte Fig. 40, Frontalschnitte Fig. 48.)

Fig. 26. Embryo von 19 mm Länge (18 Tage). Vergr. 15.

B. Sagittalschnitte.

Fig. 27—29. 9tägiger Embryo. Vergrösserung 60. (Entsprechende Querschnitte Fig. 1—5.)

Fig. 30—31. 10tägiger Embryo. Vergr. 21. Schnitt 30 ist durch die Medianlinie gefallen. (Querschnitte Fig. 7—8, Frontalschnitte 42.)

Fig. 32. Embryo von 5 mm Länge. Vergr. 23. Das Vorderdarmepithel hat sich von dem darunterliegenden Gewebe abgeschieden und bildet scheinbar eine besondere Röhre, was durch eine misslungene Bearbeitung des Präparates bedingt ist. (Entsprechende Querschnitte Fig. 9—12.)

Fig. 33—37. Embryo von 9 mm Länge. Vergr. 21. Die Nummern gehen von rechts nach links. die Abbildungen sind umgekehrt geordnet. (Querschnitte Fig. 13—17, Frontalschnitte 64—70). Prox. Duct. Cuv. bedeutet den unmittelbar am Herzen gelegenen Theil des Ductus Cuvieri.

Fig. 38—40. Embryo von 11 mm Länge. Vergr. 21. Die Nummern gehen von links nach rechts. (Querschnitte Fig. 18—22, Frontalschnitte Fig. 45—46.)

Fig. 40. Totalbild eines Sagittalschnittes desselben Embryo 13 mal vergr., um eine Vorstellung von dem allgemeinen Aussehen desselben in diesem Stadium zu geben.

Fig. 41. Embryo von 18 mm Länge. Vergr. 12. (Querschnitte Fig. 24—25, Frontalschnitte 48.)

C. Frontalschnitte.

Fig. 42. 10tägiger Embryo. Vergr. 20. (Entsprechende Querschnitte Fig. 7—8, Sagittalschnitte 30—31.) Paar. Coel. bedeutet: paariges

Coelom. Die Schnittfläche ist so gewählt, dass die linke Hälfte mehr nach vorne liegt, als die rechte.

Fig. 43 u. 47. Embryo von 9 mm Länge. Vergr. 19. (Querschnitte Fig. 13—17, Sagittalschnitte 33—37.) Die Nummern fangen von der Ventralseite an.

Fig. 44. Dasselbe Stadium, 19 mal vergrössert, um das Verhältniss des membranösen Theiles des Dorsalabschnittes des Diaphragma zur Membrana pleuro-pericardiaca zu zeigen.

Fig. 45—46. 11 mm langer Embryo, 21 mal vergr. (Querschnitte Fig. 18—22, Sagittalschnitte 38—40.) Die Schnitte sind nicht nummerirt, da sie des grossen Umfangs wegen mit Unterbrechungen gemacht wurden. Der letzte ist ausserdem von einem anderen Embryo und so gewählt, dass der Vordertheil bedeutend ventralwärts gesenkt ist.

Fig. 48. Embryo von 18 mm Länge, 12 mal vergr. (Querschnitte Fig. 24—25, Sagittalschnitte 40.)

Die bei der Figurenbezeichnung gebrauchten Abkürzungen und Buchstaben bedeuten:

a (Fig. 12) = der lateralen Schlussecke des geschlossenen Coeloms, dasselbe wie in Fig. 6.

a (in Fig. 27, 28 und 30) = verdickter Theil des Mesoblasten am ventralen Theile des Septum transversum.

a (in Fig. 41) = vorderer bleibender Theil des Pericardiums, welcher nicht abgespalten wird.

a b (Fig, 35) = Linie zur Bezeichnung der Richtung der durch den Embryo der Fig. 35 gelegten Querschnitte.

b (in Fig. 27, 28 und 30) = der dorsale Theil des Septum transversum.

Bindegew. = lockeres Bindegewebe.

Bronch. sin. = Bronchus sinister.

Chorda dors. = Chorda dorsalis.

Coel. = Coelom.

Coel. cyl. = cylindrischer Theil des Coeloms.

Coel. off. = lateralwärts offener Theil des Coeloms.

Coel. a = vorderer Theil des Coeloms.

Coel. p = hinterer Theil des Coeloms.

D. Vene = Dotter-Vene (V. omphalo-mesaraica).

Diaphr. III = Uebergangsgebiet zwischen dorsalem u. ventralem Diaphragma.

Dors. diaphr. I = Mittlerer Theil des dorsalen Diaphragmas.

Dors. diaphr. II = derjenige Theil des dorsalen Diaphragmas, welcher sich aus der Verwachsungsbrücke entwickelt.

dors. paar. Coel. = dorsaler Theil des paarigen Coeloms.

dors. Per. Höhle = dorsaler Theil der Pericardialhöhle.
dors. Pfeiler = dorsaler Pfeiler des dorsalen Diaphragmas.
Duct. Cuv. = Ductus Cuvieri.
Gef. Bl. = Gefässblatt.
Lat. Wd. = Lateralwand des Coeloms.
l. Lunge, r. Lunge = linke, sc. rechte Lunge.
Lobus subcard. = Lobus subcardiacus der Lunge.
massa long. = Massa longitudinalis.
massa transv. = Massa transversa.
membr. pl. per. = Membrana pleuro-pericardiaca.
membr. pl. per. I = ventraler Abschnitt der Membrana pleuro-pericardiaca.
membr. pl. per. II = dorsaler Abschnitt der Membrana pleuro-pericardiaca (in Fig. 34 erst in der Bildung begriffen).
mittl. Theil = mittlerer Theil des ventralen Diaphragmas, welcher längere Zeit sehr dünn bleibt.
N. phren. = Nervus phrenicus.
O (Fig. 25) = der bei der Abspaltung der Pericardialwand entstehende Spaltungswinkel.
Oesoph. = Oesophagus.
Ohrbl. = Ohrbläschen.
paar. Coelom = paariger Theil des Coeloms.
Pericd.-Höhle = Pericardialhöhle.
Perit.-Höhle = Peritonealhöhle.
Pleur.-Höhle oder Pl.-Höhle = Pleurahöhle.
Pleuroperit.-Höhle = Pleuroperitonealhöhle.
Plex. cerv. = Plexus cervicalis.
prox. Duct. Cuv. = Mündungsstück (Proximalende) des Ductus Cuvieri.
S. W. fov. card. = Seitenwand der fovea cardiaca.
Sept. transv. = Septum transversum.
Sin. ven. = Sinus venosus.
Unterkief. = Unterkiefer.
ungespalt. Mesobl. = ungespalten bleibender Theil des Mesoblasten.
V. card. = Vena cardinalis.
V. Darm, Vd. Darm = Vorderdarm.
V. cava inf. = Vena cava inferior.
V. cava sup. = Vena cava superior.
V. jug. = Vena jugularis.
V. omph. mes. = Vena omphalo-mesaraica = Dottervene.
V. umbil. = Vena umbilicalis.
ventr. Diaphr. = ventrales Diaphragma.
Verw.-Br. = Verwachsungsbrücke.
ventr. paar. Coel. = ventraler Theil des paarigen Coeloms.
ventr. Pfeiler = ventraler Pfeiler des dorsalen Diaphragmas.
ventr. Per.-Höhle. = ventraler Theil der Pericardialhöhle.

Visceralsp. = Visceralspalten.
Wand d. duct. Cuv. = Wand des ductus Cuvieri.
Wolff G. = Wolff'scher Gang.
Wolff K. = Wolff'scher Körper.
x (Fig. 6) = der lateralen Schlussecke des geschlossenen Coeloms.
x (Fig. 31) = hintere zum paarigen Coelom gekehrte Wand des Septum transversum.
x in Fig. 43 = (siehe die Erklärung im Text).
x in Fig. 41 = Abspaltungswinkel der Membrana pleuro-pericardiaca vom Diaphragma.
x—z (Fig. 7) = Grenzlinie zwischen ventralem und dorsalem Theile der Pericardialhöhle.

(Aus dem anatomischen Institute zu Strassburg i. E.)

Bemerkungen zur Entwickelungsgeschichte der Leber und der Lungen.

Von

Dr. **N. Uskow**
aus Kronstadt in Russland.

Hierzu Tafel VII u. VIII.)

Bei der Untersuchung über die Entwickelungsgeschichte des Zwerchfells und die Theilung des Coeloms im Allgemeinen mussten wir unser Augenmerk auch auf die Entwickelungsgeschichte der Leber und der Lungen richten, wobei wir auf Erscheinungen gestossen sind, die keineswegs eines allgemeinen Interesses ermangeln. Dass die nachstehende kurze Bemerkung unter besonderem Titel erfolgt, findet seine Erklärung in dem Bestreben, die Darstellung einer schon an sich so complicirten Erscheinung, wie die Entwicklung des Zwerchfells, nicht noch weiter zu erschweren.

Beim Kaninchenembryo besteht am 9. Tage die Randpartie der fovea cardiaca aus dem Hypoblast und dem Mesoblast; Letzterer weist an der Uebergangsstelle von der Herzwand nach der ventralen Wand der primitiven Pericardialhöhle schon eine bedeutende Verdickung auf. Am 10. Tage wird der Rand der fovea cardiaca zu einer mehr quergestellten Platte und es dringt in dieselbe von der Rückfläche aus eine besondere Vertiefung des Hypoblasten ein, welche nach allen Autoren die primitive Anlage der Leber ist. wenigstens des Theiles derselben, welcher aus dem Hypoblasten entsteht. Zu gleicher Zeit nimmt die oben erwähnte Verdickung das Aussehen einer ziemlich grossen und dicken Masse mit höckeriger Oberfläche an. Bei einem 5 mm langen Embryo (vom 11. Tage) ist die ganze Innenfläche des Bodens der Pericardialhöhle mit Zotten besäet, was sowohl an Quer-, als an Längsschnitten ersichtlich ist.

Bei den Säugethieren hat N. Lieberkühn zuerst auf die Bedeutung dieser Zotten aufmerksam gemacht; er sagt: „Aehnliche Zotten, wie die von His (beim Huhn) abgebildeten (Taf. XI. II. 7) kommen an der Eintrittsstelle der vena omphalo-mesenterica vor. Diese finde ich in einem späteren Stadium verlängert und hohl, und an noch älteren mit der aus dem Kopfdarm hervorgetretenen Leberanlage so im Zusammenhange, dass sie die ersten Blutgefässe dieses Organs darstellen[1]).

Kölliker[2]) findet beim Kaninchen Zotten an dem von Lieberkühn angegebenen Orte, ausserdem auf dem Vorhofe und der Rückseite der Aorta und fügt hinzu: Davon, dass die erstgenannten Zotten später die ersten Blutgefässe der Leber bilden, konnte ich Nichts finden, vielmehr habe ich dieselben auch in den ersten Zeiten nach der Bildung der Leber noch gesehen.

His[3]) unterscheidet an den Zotten eine äussere Schicht von dunkleren Zellen und eine innere helle Zone; erstere entwickelt sich aus der Muskelschicht des Herzens und der Parietalhöhlenwand, letztere aus deren bindegewebigen, bezw. endothelialen Anlagen."

---

1) N. Lieberkühn, Sitzungsberichte d. Ges. für Medic. und Naturwissensch. zu Marburg 1876 A. 1.

2) Entwickelungsgeschichte 1879. pag. 915.

3) Archiv f. Anat. u. Entwickelungsgesch. 1881. pag. 326.

Indem er die unmittelbare Betheiligung der inneren Zottenschicht an der Bildung des Gefässgerüstes der Leber zugiebt, fügt er hinzu: „Von inneren Zotten fallen die an der Vorhofsbasis und am Septum transversum sich entwickelnden direct in das Gebiet der Leberanlage und eine Ueberführung ihrer Innenzone in deren Gefässgerüst kann nicht wohl bezweifelt werden, ihre Rindenschicht wird ausserhalb der Leber bleiben.“

An unseren Präparaten sehen wir folgendes: Die Zotten auf dem Septum transversum und der Ventralwand des Vorhofs haben eine sehr unregelmässige Form; an der Oberfläche sind sie von Zellen bedeckt, welche die unmittelbare Fortsetzung der die Innenfläche der Primitivpericardialhöhle bedeckenden Zellen, also des Coelomepithels, bilden.

Die Höhlung der Zotte communicirt stellenweise mit der Höhle des Sinus venosus und ist manchmal mit einem sehr deutlichen Endothel bekleidet. Unter den Zotten, zwischen ihnen und der Hypoblastschicht, liegt ein Gewebe vom Character eines lockern Bindegewebes. Der Hypoblast bildet an dieser Stelle, wie gesagt, die Einstülpung der epithelialen Leberanlage. Anfangs kann man Schnitte antreffen, wo die Grenze der epithelialen Zellen des Primitivleberganges sehr scharf ausgeprägt ist, in späteren Stadien aber verändern sich die Erscheinungen: einerseits verweben sich die Zotten untereinander und es entsteht ein Gewebe von ganz schwammigem Character, die die Masse der Zotten bildenden Zellen liegen nun innerhalb dieses Gewebes, werden bedeutend grösser und, wie die Karyokinese-Erscheinungen lehren, gehen sie nicht nur nicht zu Grunde, sondern proliferiren stark; das lockere Bindegewebe mit seinen schwach sich färbenden Zellen und mit bedeutender Grundsubstanz wird nur an der Ventralseite der betreffenden Körperpartie sichtbar; gleichzeitig sieht man die Zellen des Primitivleberganges sich stark unter vielfachen Karyokinese-Erscheinungen vermehren und in mehrfacher Schicht sich lagern (Taf. VIII, Fig. 1). Auf diese Weise — wir sprechen von einem etwas späteren Stadium — ist es unmöglich, zu unterscheiden, was zu dem aus der Zotte entstandenen Gewebe und was zu dem aus dem Hypoblast entstandenen gehört. Wir wollen damit nicht sagen, dass die Zellen der Zotten sich mit denen des Hypoblasten untermischen, so dass sie an der Bildung der Drüsenzellen der Leber theilnehmen, um so weniger, als hie und da immerhin cylindrisch geordnete und

scharf abgegrenzte Haufen von Hypoblastzellen anzutreffen sind; wir sagen nur, dass das Gewebe der Zotten mit seinen oberflächlichen Zellen, resp. den vom Epithelium des Coeloms stammenden Elementen zweifellos an der Bildung der Leber theilnimmt, indem diese Zellen sich in einen Bestandtseil dieses so complicirten Organs verwandeln. In Betreff der Gefässe der Zotten ist nach dem Gesagten klar, dass unsere Präparate die Meinung der oben citirten Autoren nur bestätigen und somit den fast cavernösen Bau der eben sich entwickelnden Leber vollständig erklären. In späteren Stadien (bei Kaninchenembryonen von 9 mm) existiren die Zotten nicht mehr; ob sie nun auf dem beschriebenen Wege, d. h. in die Leber übergehend, verschwinden, oder ob noch auf andere Weise, können wir nicht sagen; die Thatsache ihrer grösseren Verbreitung nach vorne zu längs der Sinuswand spricht für die Möglichkeit auch der zweiten Voraussetzung.

Kölliker hat im 1. Theile seiner „Entwickelungsgeschichte des Menschen etc.“ (1879) für das Kaninchen eine doppelte Lungenanlage angenommen. Im 2. Bande dagegen (pag. 861) sagt er, er habe im Laufe der Zeit gefunden, dass beim Kaninchenembryo von 10 Tagen „der Vorderdarm dicht hinter dem die Kiemenspalten zeigenden Abschnitte in eine seitlich comprimirte Gestalt übergeht“. „An dem ventralen Abschnitte,“ — fährt er fort, — „den ich die Lungenleiste nennen will, entsteht am 10. Tage die Lunge selbst dadurch, dass der unterste Theil der Leiste sich erweitert und an beiden Seiten sich ausbuchtet.“ Indem er eine Reihe schematischer Querschnitte des Vorderdarmes mit der Lungenanlage eines Embryo von 11 Tagen und 6 Stunden vorführt, zieht er daraus den Schluss: „Diesem zufolge kann auch für das Kaninchen die erste Anlage der Lungen als eine unpaare bezeichnet werden; doch habe ich im Gegensatze zu andern Schilderungen zu betonen, dass die Anlage der Luftröhre sicherlich nicht später als die der Lunge, ja, wie ich glauben möchte, eher vor derselben erscheint“ (pag. 860).

F. Balfour spricht sich in seinem „Handbuch der vergl. Embryologie“ (pag. 688) folgendermassen aus: „Phylogenetisch be-

trachtet, scheint die Ontogenie der Lunge anzudeuten, dass dieselbe zuerst ein unpaariges Gebilde war und erst secundär paarig wurde, und dass die Trachea erst verhältnissmässig spät auftrat."

Was den Antheil des Mesoblasten an dem Bildungsprocesse der Lungen und der Trachea betrifft, so sagt Kölliker nur, dass „Speiseröhre und Lungenanlage in diesem Stadium (am 10. Tage) vorn und seitlich von einer dicken Lage Mesoderma (Darmfaserplatte) umhüllt" seien. Balfour aber behauptet: „Während diese Veränderungen mit der Hypoblastwandung des Darmrohrs vor sich gehen, verdickt sich das diese Gebilde umgebende splanchnische Mesoblast bedeutend, zeigt aber sonst keine Spur der in seinem Innern ablaufenden Vorgänge, weshalb die beschriebene Ausbildung der Lungen und der Luftröhre (sie ist bei ihm mit derjenigen in Köllikers Darstellung identisch) von aussen nicht zu beobachten ist" (pag. 687).

Wir besitzen eine lückenlose Serie von Querschnitten eines etwas weniger als 10 Tage alten Kaninchens und lassen hier aus denselben die Contouren des Vorderdarms, wie sie mit Hülfe der camera lucida gezeichnet sind, folgen: s. Fig. 62—86 Taf. VII. (Die Nummern bedeuten die Zahlfolge der Schnitte vom Kopfende an gerechnet.) Am Schnitt 62 wird der Vorderdarm bedeutend schmaler in frontaler Richtung, als vorher, während er seinen frühern Sagittaldurchmesser beibehält. Mit Nr. 66 beginnt auch Letzterer sich zu vergrössern. In Nr. 70 erreichen beide Durchmesser die gleiche Ausdehnung, worauf weiterhin die Ausdehnung in sagittaler Richtung überwiegt und so schnelle Fortschritte macht, dass auf Schnitt 77 das Lumen des Vorderdarms nur noch einen sagittalen Spalt vorstellt. Dabei lehrt uns schon das blosse Augenmaass, dass vom 73. Schnitte an der Sagittaldurchmesser sich eigentlich nicht vergrössert; er bleibt sich vollständig gleich, und die spaltförmige Gestalt des Lumens hat ihre Entstehung ausschliesslich dem Zusammenrücken der Seitenwände des Darmes zu verdanken. Auf den Abbildungen ist die Dicke der Vorderdarmwandung angegeben, und es zeigt sich deutlich, dass die Verengerung des Lumens sich aus einer Verdickung derjenigen Hypoblastschicht, welche die genannten Wände bildet, nicht erklären lässt. Dies genügt doch, wie es scheint, zum Nachweise, dass keine Figur aus der vorhergehenden entwickelt werden kann, d. h. die Figuren beweisen zweifellos, dass jeder Abschnitt des Vorderdarmes selbständig entstanden ist, ohne

in seiner Entwickelung durch die Form der vor ihm gelegenen Schnitte hindurch gegangen zu sein. Auch kann kein Abschnitt durch die Formen der hinter ihm liegenden hindurchgegangen sein, da wir sehen, dass, je mehr nach hinten der Schnitt fällt, um so enger das Lumen des Vorderdarmes ist. Es ist aber ein längst bekanntes Faktum (wovon man sich leicht an jedem Embryo von 9 Tagen überzeugen kann), dass der Vorderdarm, welcher in dem vorhergehenden Entwickelungsstadium am Kopfende fast den gleichen Durchmesser bewahrt hatte bis zum Vorderrande der fovea cardiaca, bei Letzterem sich rapid erweitert, indem er in den offenen Theil des Hypoblasten übergeht. An Schnitt 77 bemerken wir schon die Theilung des Lumens des Vorderdarmes in einen ventralen und einen dorsalen Abschnitt; dieser letztere ist bedeutend breiter. Nach der Auffassung der Autoren haben wir in dem ventralen Abschnitt die Luftröhranlage, in dem dorsalen die Oesophagusanlage.

In Figg. 81—84 ist das Verhältniss wiederum umgekehrt. Das ventrale Ende zeigt sich bedeutend verbreitert und zwar fast symmetrisch nach beiden Seiten. Diese Verbreiterung ist eben die Lungenanlage.

Fassen wir das Gesagte zusammen, so lässt sich über die Entwicklung der Lungen beim Kaninchen Folgendes aufstellen: 1) Schon der Process des Verschlusses des Vorderdarmes geht in der Weise vor sich, dass in den gesonderten Regionen des Canals von vornherein die Anlage der Theilung in Speiseröhre und Luftröhre gegeben ist. Demnach ist der Process der primitiven Bildung der Luftröhre keineswegs eine Formveränderung des bereits ausgebildeten Vorderdarmes.

2) Die Lungenanlage hat die Gestalt einer unpaaren Ausbuchtung der ventralen Wand des Vorderdarmes.

3) Die Lungenanlage existirt schon, während die Luftröhre noch die ventrale Abtheilung des Vorderdarmes ausmacht, d. h. während die Luftröhre nur in der ersten Anlage vorhanden ist. Die Anlagen beider Abtheilungen der Athmungsorgane entstehen also gleichzeitig und selbstständig.

4) Die Oeffnung, durch welche beide Abtheilungen des Vorderdarmes in der Region der Lungenanlage communiciren (Figg. 81—83), ist viel schmaler als die Oeffnung, durch welche die Speiseröhrenabtheilung des Vorderdarmes mit der Luftröhrenanlage in Verbindung steht, und der Verschluss tritt an ersterer Stelle

früher ein. Mithin erfolgt die Absonderung der Lunge von dem Vorderdarme früher als die der Luftröhre. Da wir nun den Ausdruck „Anlage" der betreffenden Bildungen in dem Sinne der primitiven Absonderung derselben nehmen, so haben wir in dem Gesagten eine factische Bestätigung der oben citirten Annahme Balfour's, die sich auf die Erscheinungen der Phylogenie gründete.

5) Die Lungenanlage befindet sich in gleicher Höhe mit der Basis des Sinus venosus, unmittelbar vor der Leberanlage (s. Fig. 81 u. 86), wie dies vor Kurzem His[1]) nachgewiesen hat.

Das wäre alles, was die primitive Anlage der aus dem Hypoblast entstehenden Lunge betrifft. Aber auch der Mesoblast in der entsprechenden Region bleibt nicht ohne Veränderungen.

Vom 79. Schnitte an beginnt seine Oberfläche sich bedeutend in die Coelomhöhle vorzuschieben. Dieses Vorschieben erreicht in der Höhe der Figur 83 sein Maximum und schwindet alsdann in rapider Weise. Entsprechend dieser Veränderung des äussern Contours erfolgt auch eine Verdickung der Mesoblastschicht, d. h. sie biegt nicht einfach nach aussen um, sondern wuchert in der Richtung ihrer Dicke, wobei ihr innerer Contour bei weitem nicht so scharf ist wie an den mehr vorne liegenden Schnitten. Diese Erscheinung erklärt sich natürlich sehr leicht als das Resultat eines Schnittes einer sphärischen Fläche, indessen eine genauere Betrachtung der Präparate bei bedeutenderer Vergrösserung bietet uns etwas Anderes; s. Taf. VIII Fig. 2 (vom Schnitt 81), welcher den ganzen Durchschnitt der betreffenden Region zur leichteren Orientirung wiedergibt.

Der Mesoblast (Mes.) weist hier 4 und mehr Zellenschichten auf; sein innerer Rand ist nicht scharf begrenzt, an einzelnen Stellen gehen die Zellen in Zügen in der Richtung nach der epithelialen Lungenanlage (L) und lagern sich ganz nahe an dieselbe. Der Reichthum an Zellen in Verein mit den Karyokinese-Erscheinungen weist deutlich auf ein energisches Wuchern des Mesoblasts in dieser Region hin. Wir besitzen eine Serie von Schnitten von einem Embryo auf ungefähr demselben Entwicklungsstadium, wie das den Abbildungen entsprechende, und aus diesen ist ersichtlich, dass in der genannten Region für die Lungenanlage der Mesoblast eine charakteristische Verbreiterung aufweist, während der Hypoblast des Vorder-

1) His, Archiv f. Anat. und Entwickelungsgeschichte (1881) p. 303. ff.



darmes nur eine geringe Dicke zeigt ohne Vermehrungserscheinungen der Zellen. Hierin haben wir also einen Hinweis darauf, dass bei der Bildung der Lungenanlage die Veränderungen des Mesoblasten zum Theil wenigstens unabhängig von der Wucherung des Hypoblasten vor sich gehen. Dies alles führt uns zu der Ueberzeugung, dass der Mesoblast bei der Entstehung der Lungenanlage nicht passiv bleibt; er dringt in das zwischen ihm und dem Hypoblasten liegende Bindegewebe ein. Als Lungenanlage ist nicht bloss die bekannte Abtheilung des Vorderdarmes anzusehen, sondern ebenso gut auch die in Rede stehende Mesoblastverdickung sammt dem zwischen ihm und dem Hypoblasten liegenden Bindegewebe.

Es gehen also die Zellen des Mesoblasten (d. h. des ursprünglichen Coelomepithels) in den Bestand der Lungenanlage über, indem sie nicht bloss auf ihrer Oberfläche bleiben, sondern in die Tiefe vordringen; wir vermuthen, dass sie dort zu den musculösen Bestandtheilen der Lunge sich umgestalten.

Erklärung der Tafeln VII u. VIII.

Taf. VII. Fortlaufende Serie von Querschnitten des Vorderdarmes eines etwas weniger als 10 Tage alten Kaninchenembryos. Die Numerirung der Schnitte beginnt mit demjenigen, an welchem die Anlage der Augen sichtbar wird. Schnitt 62 zeigt uns den Rest der Anlage der letzten Kiemenspalte, In allen Figuren bedeutet: a. = Aorta, c. = Coelom, v. D. = Vorderdarm. v. D. d. = dorsale Abtheilung des Vorderdarms, v. D. v. = ventrale Abtheilung des Vorderdarms, Oes. = Oesophagus, L. = Lunge.

77—80. Spaltförmiges Lumen des Vorderdarmes, wobei die dorsale Abtheilung den Oesophagus (v. D. d.), die ventrale Abtheilung die Trachea darstellt (v. D. v.).

81. Ganzer Schnitt durch den genannten Kaninchen-Embryo: Vordere Abtheilung der Lungenanlage.

a. = Aorta.
oes. = Oesophagus
L. = Lunge.
c. = Coelom.



sin. v. = sinus venosus.

p. p. H. = primitive Pericardial-Höhle.

ch. d. = chorda dorsalis.

med. sp. = medulla spinalis.

82—84. Die dorsale Abtheilung des Vorderdarmes stellt den Oesophagus vor, die ventrale, aufgebauschte, die Lungenanlage.

85. Hinter der Lungenanlage liegender Schnitt.

86. Leberanlage (Leb.).

Taf. VIII Fig. 1. Sagittalschnitt des Bodens der primitiven Pericardialhöhle eines Kaninchenembryo von $7^1/_2$ mm Länge. Der hintere Theil des Embryos ist spiralförmig gewunden und daher ist sein Durchschnitt frontal, woraus sich dann die Lage der Massa longitudinalis (vgl. hierzu meine Arbeit über die Entwickelung des Zwerchfells, d. A. 22. Bd.) und der Vena umbil. erklärt.

Sin. v. = sinus venosus.

H. K. = Herzkammer.

Zott. = Zotten.

Ven. = Lebervenen, die ihren Ursprung direct aus dem Sinus venosus des Herzens nehmen.

Mes. = wuchernder Mesoblast.

Leb. = Lebergewebe, in welchem die hypoblastischen und mesoblastischen Antheile nicht zu unterscheiden sind.

Bindg. = lockeres Bindegewebe (Hartn. 3, 4).

Fig. 2. Querschnitt des vordern Endes der Lungenanlage Nr. 81 der Taf. VII. (Hartn. 3, 7). Ausser der Erklärung zu Fig. 81 merke man:

Mes. = Mesoblast.

Bindg. = Bindegewebe.

v. jug. = Ende der Vena jugularis sinistra.

(Prager histologisches Institut.)

Beitrag zur Kenntniss der im Bindegewebe vorkommenden Zellen.

Notiz von

Dr. **R. W. Raudnitz.**

Um die Natur der Mastzellen, wie sie von Ehrlich (Arch. f. mikr. Anat. XIII p. 273—277. 1877) und E. Westphal (Diss. Berlin 1880) beschrieben wurden, näher kennen zu lernen, habe ich einerseits ihr Vorkommen in allen Organen bei verschiedenen Thierarten studirt, andererseits aber solche Objecte gesucht, welche die jenen und dem Amyloid eigenthümliche Reaction — Carminrothfärbung durch Methylviolett — gleichfalls besitzen. Leider haben äussere Verhältnisse einen systematischen Abschluss dieser Arbeit verhindert, doch glaube ich einzelne Ergebnisse vorläufig veröffentlichen zu sollen.

Ich benutzte zu meinen Färbungen Violett B[1]) aus der Fabrik von Bindscheider und Busch in Basel, indem ich entweder in rein wässriger oder mit Glycerin versetzter Lösung oder endlich in der von Ehrlich angegebenen Mischung färbte, die Präparate in Glycerin auswusch und sofort untersuchte — die Farbenunterschiede treten hierbei sehr deutlich hervor. Man kann derartige Präparate (von Mensch, Hund, Katze, Ratte, Maus, Eichhörnchen, Schwein) in Kochsalzlösung fixirt für einige Zeit mit ihrer ursprünglichen Färbung aufbewahren, während bei gewissen Thieren (Frosch,

1) Violett B wird durch Oxydation von reinem Dimethylanilin erhalten. Vergl. Sigmund Mayer, Beitrag zur histolog. Technik. Wiener Sitzungsb. LXXXV. 3. Abth. Febr. 1882.

Salamander) die Tinction in wenigen Tagen verschwunden ist. Ehrlich betont als Unterschied gegenüber dem Amyloid, dass sich die Mastzellen in Präparaten, welche in Chromsalzen gehärtet wurden, weniger gut färben, Westphal führt eine weniger rasche Entfärbung bei Alcoholzusatz als ebensolche Differenz an, ich kann keine dieser Angaben bestätigen, vielmehr scheint mir die Jod-Schwefelsäurereaction bisher die einzige zu sein, durch welche das Amyloid von der Substanz der Mastzellen unterschieden werden kann.

Die Mastzellen kommen in zwei Hauptformen vor, einmal als runde oder platte, bald flügelartige, bald vielverästelte Fortsätze tragende Zellen mit scharfem Contour, einem mehr oder weniger dichten, durch Methylviolett rothgefärbten Körnerkranz innerhalb desselben und blaugefärbtem Kerne, während das andere Mal eine solche Körnerreihe in das Gewebe wie eingespritzt erscheint, so dass es nicht immer möglich ist, eine Beziehung dieser Körner zu einem bestimmten Kerne oder eine Abgrenzung mehrerer Körnerreihen von einander anzugeben. In beiden Fällen sind aber diese Körner zum wenigsten nicht die alleinige anilinophile Substanz, wie dies bisher angenommen wurde. Färbt man nämlich z. B. ein Stück Mesenterium der Ratte mit Chlorgold, so sind die Mastzellen nur durch den jetzt schwarz gefärbten Körnerkranz von den übrigen Zellen im Bindegewebe zu unterscheiden; wird hierauf ein solches Präparat in gewöhnlicher Weise mit Violett B behandelt, so färbt sich bloss das Protoplasma der Mastzelle hübsch rothviolett, während alle übrigen Zellen ihre rothe Tinction behalten. Viele, wenn nicht alle Mastzellen zeigen auch gegenüber dem Hämatoxylin die Besonderheit, dass sich in demselben nur der Körnerkranz, nicht aber der Kern färbt. Untersucht man ein und dasselbe Organ, so bemerkt man bei verschiedenen Thieren eine verschiedene Lage und Anordnung der Mastzellen, die für die verschiedenen Thierarten characteristisch ist, ohne dass bestimmte Beziehungen zum Blutgefässsysteme, wie sie Ehrlich und Westphal annehmen, jedesmal kenntlich wären.

Die Verhältnisse in der Zunge seien hier beispielshalber geschildert. Beim Hunde finden sich zahlreiche Mastzellen von ungefähr 8 μ Grösse an der Grenze von Submucosa und Muskelschicht und ziehen von da nach abwärts in das intermuskuläre Bindegewebe. Weniger zahlreich sind sie im Bindegewebe um die

traubigen Drüsen. Bei der Katze sieht man die Mastzellen von ähnlicher Grösse aber mit Fortsätzen, die bis 20 μ messen, hauptsächlich unmittelbar unter dem Epithel, während sie zwischen der Muskulatur nur vereinzelt vorkommen. In der Rattenzunge sind sie, 15—20 μ gross, erst in den tieferen Schichten, ungefähr in der Mitte der Zunge in grösseren Haufen zu treffen, nur spärlich im bindegewebigen Antheil der Papillen. Die Mastzellen der Eichhörnchenzunge ähneln nach Form und Lage denen der Katze, sind aber kleiner. Beim Menschen fand ich in der Zunge in Präparaten von verschiedenen Individuen gar keine oder nur spärliche Mastzellen, während sie z. B. in der Lippe sehr häufig vorkommen. Beim Kaninchen konnte ich sie weder in der Zunge, noch in anderen Organen nachweisen. — Diese und ähnliche Differenzen bei verschiedenen Thierarten und in verschiedenen Organen dürften das Studium der Frage ermöglichen, unter welchen Bedingungen die Mastzellen auftreten; beachtenswerth erscheint mir noch dazu, dass ich bei Embryonen keine, bei jüngeren Thieren meist relativ weniger Mastzellen sah.

Was nun die chemische Natur der Mastzellen betrifft, glaube ich der Vermuthung Raum geben zu dürfen, dass es sich in ihnen um mucinös degenerirte Zellen handelt. Verdauungsversuche, die ich leider nicht ausführen konnte, könnten diese Anschauungen bestätigen oder widerlegen. Meine Vermuthung gründet sich auf die Thatsache, dass die Mehrzahl der übrigen Gewebe und Gewebsflüssigkeiten, für die ich eine Rothfärbung durch Violett B nachweisen konnte, Mucin enthalten und letzteres selbst dieselbe Reaction gibt. Schon Westphal hat bemerkt, dass die dem Amyloid zugeschriebene Reaction noch anderweitig vorkommt, ohne aber hierüber bestimmte Angaben zu machen. Aehnliche Bemerkungen finden sich bei Cornil (Arch. d. physiol. norm. et path. Paris 1875. T. VII. p. 673) und Kyber (Virchow's Arch. 81. Bd. p. 4. 1880), ich selbst fand im Verlaufe meiner Arbeit folgende hierher gehörige Objecte. Vor allem war es die Submaxillaris (Katze), welche mit Violett B sehr hübsche, für meine Anschauung leicht verwerthbare Bilder gab. Während sich die meisten Acini blauviolett färben, stechen einzelne derselben oder bald bloss die Randbald die centrale Zone einzelner Acini durch ihre rothe Färbung hervor, dabei sind manche Ausführungsgänge mit rother Masse ausgefüllt, die Halbmonde sind blauviolett. — Der Liquor folliculi

der Graaf'schen Follikel, welcher aus Paralbumin, einem Gemisch von Albumin und Mucin[1]), besteht, wird gleichfalls durch unseren Farbstoff roth gefärbt. An frischen Objecten (Kaninchen, Katze, Schaf, Schwein) lässt er sich als rasch durch Violett B rothgefärbtes Serum herauspressen, in dem einzelne ebenso tingirte tropfenartige Gebilde von 20—30 μ Durchmesser enthalten sind. In gehärteten Präparaten zeigt sich der Liquor folliculi als feingeronnenes Netz aus Fäden von derselben Farbenreaction, und zwar konnte ich beim Kaninchen die ersten Spuren desselben in Follikeln, deren Ei einen Durchmesser von 0,1 mm hatte, als fleckenweise Röthung zwischen den Epithelzellen bemerken. — Die Maschen des Gewebes im gehärteten Nabelstrang, dessen Sulze mucinhaltig ist, fand ich mit einer dieselbe Reaction gebenden Substanz ausgefüllt. — Die Ossificationszone des Epiphysenknorpels färbt sich gleichfalls mit Violett B roth, und es hält ja Morochowetz (Verhandl. des naturh. med. Vereins Heidelberg N. F. I. 5. p. 483. 1877) die Grundsubstanz des Hyalinknorpels für ein Gemisch von collagenem und mucingebenden Gewebe, während Kassowitz (Die normale Ossification II. Theil Rachitis 1. Abtheilung p. 57. Wien 1882) für die Ossificationszone von einer mucinösen Grundsubstanz spricht. Ich fand aber noch zwei weitere Objecte, welche die mehrerwähnte Reaction zeigten, für die bisher eine Beziehung zu Mucin nicht bekannt ist. In der Zunge eines fünfmonatlichen menschlichen Embryos färbte sich nämlich das Bindegewebe um die sich entwickelnden acinösen Drüsen sowie deren Ausführungsgänge roth. Dieselbe Tinction zeigt ferner ein zwischen Haar und innerer Wurzelscheide befindliches Serum an den Tasthaaren verschiedener Thiere (Kaninchen, Katze, Ratte).

Dieses wären die normalen Gewebe, für welche ich die sogenannte Amyloidreaction mit Methylviolett nachweisen konnte. Was das Amyloid selbst betrifft, so hat Morochewetz (Petersburg. med. Wochenschr. III. 10. 1878) die Identität von Mucin und amyloider Substanz angenommen. Ich habe mir die Frage vorgelegt, ob nicht etwa in amyloid entarteten Organen neben einer die Jod-Schwefelsäurereaction gebenden Substanz eine durch Violett B rothgefärbte vorhanden sei. Doch geben Präparate amyloid dege-

1) s. S. Obolensky: Pflüger's Archiv. IV. 346.

nerirter Gewebe, welche zuerst mit Jod-Schwefelsäure und hierauf mit Violett behandelt werden, schmutzige Mischfärbungen, die keinerlei Schluss erlauben[1]).

---

1) Schliesslich bemerke ich, dass Safranin, welches Weiss (Arch. per le sc. med. Vol. III. 14. 1879) als Amyloidreagens benutzt hat, ebenso wie das Amyloid auch die Mastzellen und die übrigen obgenannten Objecte orangeroth färbt.

(Aus dem anatomischen Institute zu Strassburg.)

Beiträge zur Kenntniss der Reifungserscheinungen und Befruchtungsvorgänge am Säugethierei.

Von

Dr. **G. Rein**,
Privat-Docent der Gynäkologie in St. Petersburg.

Hierzu Taf. IX und 6 Holzschnitte.

Eine ausführliche Besprechung der Literaturangaben, besonders was nicht direct das Säugethierei betrifft, liegt nicht im Plane dieser Arbeit. Eine solche Besprechung würde kaum gerechtfertigt sein, nachdem gerade in der neuesten Zeit die embryologische Literatur mit den ausführlichsten derartigen Zusammenstellungen von der Hand gründlicher Sachkenner, wie O. Hertwig, Hensen, Fol, Balfour, Balbiani u. A. bereichert worden ist.

Ich werde mich daher auf die Angabe der von mir beobachteten Thatsachen und deren wissenschaftliche Verwerthung beschränken und von der Literatur nur in so weit Notiz nehmen, als sie sich mit meinen Beobachtungen berührt.

Nachdem von Bütschli, Auerbach, Schneider, Fol, Flemming, O. Hertwig, Selenka, Strasburger, Calberla, van Bambeke, Kupffer, Benecke, Salensky und And. an niederen Thieren (und Pflanzen: Strasburger) neue epochemachende Beobachtungen auf dem Gebiete der Befruchtungslehre gemacht worden sind, tritt das Bedürfniss, die alten classischen Untersuchungen eines Regnerus de Graaff, Cruikshank, Prevost et Dumas, v. Baer, Barry, Bischoff, Reichert, Coste u. A. an Säugethieren wieder aufzunehmen, dringend auf, um so mehr, als seit der Zeit des Erscheinens der oben genannten Arbeiten

nur wenige Autoren neue derartige Beobachtungen über Säugethiere publicirt haben. Erwähnt seien in dieser Beziehung namentlich E. van Beneden's bekannte vorläufige Mittheilung (1876), die bis jetzt aber leider nicht ausführlich publicirt worden ist, dann die Arbeiten von E. van Beneden und Julin[1]), ferner die wichtigen Beobachtungen Weil's und Hensen's und endlich Balbiani's, zum Theil gemeinsam mit Henneguy[2]) angestellte Untersuchungen.

Ich habe diese nicht sehr leichte Aufgabe nur deswegen zu übernehmen gewagt, weil mir die reichen Mittel des Strassburger anatomischen Instituts und die freundliche Unterstützung von Professor Waldeyer zur Verfügung standen. Leider ist die Arbeit noch weit davon entfernt, als etwas abgeschlossenes betrachtet werden zu können, doch glaubte ich die Veröffentlichung nicht aufschieben zu sollen, da ich wegen meiner Rückkehr nach St. Petersburg die betreffenden Untersuchungen auf längere Zeit zu unterbrechen gezwungen bin.

I. Vorbemerkungen, Untersuchungsverfahren, Beobachtung der Brunst und der Copulation.

Als Untersuchungsobjecte dienten mir hauptsächlich Kaninchen und Meerschweinchen, und zwar fast ausschliesslich während der Brunst und in den ersten 24 Stunden nach der Copulation. Im ganzen wurden mehr als 50 Thiere verwendet. Die Thiere wurden in Käfigen in meinem Arbeitszimmer gehalten. Wenn man für den Abfluss des Harns aus den Käfigen die nöthige Sorge trägt, genügende Desinfection der Käfige täglich vornimmt und das Stroh in denselben möglichst oft erneuert, so kann man es im Zimmer, vorausgesetzt, dass dieses gut ventilirt ist, bequem aushalten und auch die Thiere bleiben gesund. Am besten scheinen mir eiserne Käfige, welche aus ziemlich dicht stehenden, aber dünnen Stangen gemacht sind, da diese eine genaue und bequeme Beobachtung, so wie eine gute Ventilation und Reinigung ermöglichen. Der

1) Observations sur la maturation, la fécondation et la segmentation de l'oeuf chez les cheiroptères. — Arch. de Biologie I. p. 551.

2) Balbiani: Sur la fécondation chez les vertebrés. — Journ. de Mikrographie 1879—81.

Boden muss ausziehbar und aus verzinktem Draht gemacht sein. Ein Kaninchenbock und ein Meerschweinchenbock sind für sehr lange Zeit, für mehrere Dutzende von Weibchen genügend. Die beiden Geschlechter wurden nur während meiner Anwesenheit im Arbeitszimmer zusammengebracht, d. h. mehrere Stunden täglich. Die trächtigen Weibchen brauchen nur in den letzten Tagen der Schwangerschaft von den Männchen isolirt zu sein.

Bei einer solchen Beobachtungsart stellt die von einigen Autoren empfohlene Auswahl der schwangeren Weibchen für die Befruchtungsversuche keinen besonderen Vortheil dar. Es ist richtig, dass die Meerschweinchen (Bischoff), so wie die Kaninchen (Weil) sich gewöhnlich gleich nach dem Setzen (Werfen) des Weibchens begatten, doch ist diese Regel gewöhnlich nur für eine gewisse Jahreszeit — vom Ende März bis Mitte Juli (für Strassburg) — gültig, indessen auch hier nicht ohne Ausnahme. In dieser Jahreszeit aber, welche ohne Frage derartigen Arbeiten die günstigste ist, lassen auch die nicht trächtigen Weibchen gewöhnlich nur wenige Tage bis zur Copulation vorübergehen. Im ganzen war bei meinen Versuchen die Mittelzahl der Beobachtungstage für die schwangeren wie für die nicht schwangeren Weibchen fast gleich.

Das Vorhandensein der Brunst lässt sich nur mit grosser Wahrscheinlichkeit, nicht mit absoluter Genauigkeit bestimmen. Als sicherere Zeichen können für Kaninchen, so wie für Meerschweinchen, folgende angeführt werden: Das Thier wird aufgeregter, es läuft und springt im Käfig oft ohne sichtbare Ursache umher, häufig springt es auf die anderen Weibchen und macht Begattungsbewegungen, die Geschlechtstheile sind stark geschwollen und geröthet, die Schleimhaut derselben wird succulent. Bei der Berührung scheinen die Geschlechtstheile sehr empfindlich zu sein und nimmt dabei das Thier nicht selten eine charakteristische Körperstellung, wie bei der Copulation an. Bei Meerschweinchen, wenigstens im Anfange der Brunst, kann die stark geschwollene Vulva noch, wie gewöhnlich, verklebt sein und kann diese Verklebung erst bei der ersten Copulation durch den Bock zerstört werden. Umgekehrt kann die Vulva auch ausserhalb der Brunstzeit bei schwangeren so wie bei nicht schwangeren Meerschweinchen-Weibchen geöffnet, resp. unverklebt sein. Das Kaninchen-Weibchen giebt manchmal während der Brunstzeit bei der Annäherung des Männchens besondere charakteristische Kehllaute von sich. Doch

öfters fehlt dieses Zeichen ganz und im Gegentheil kommt diese Erscheinung nicht selten bei den schwangeren, oder puerperalen Thieren vor, oder zeigt sich vor dem Eintreten der eigentlichen Brunst. Es scheint aber, dass diese Erscheinung so wie einige der eben erwähnten auf einen gewissen Grad der geschlechtlichen Aufregung hinweist und vielleicht mit der Reifung der Follikel im Ovarium in einem gewissen Zusammenhange steht. Solche Thiere müssen jedenfalls aufmerksamer beobachtet werden.

Die rite vollzogene Copulation erkennt man bekanntlich bei Kaninchen sehr leicht an dem charakteristischen und heftigen Sprunge des Männchens nach hinten am Ende des Actes. Vielleicht kann man diese Erscheinung dadurch erklären, dass die Axen des Penis und der Vagina bei dieser Thierart sich nicht ganz entsprechen, so dass der Bock für die Ejaculation in die Tiefe der Scheide eine starke Beckenbewegung nach vorn und oben machen muss, so dass der obere Theil seines Körpers sich ganz nach hinten umbiegt. Ohne heftigen Sprung müsste er dabei wegen des drohenden Verlustes des Gleichgewichtes niederfallen. Bei einer anderen Race von Kaninchen, wie schon Weil (Wien) erwähnt und ich selbst in Petersburg gesehen habe, fällt der Bock nach der eben erwähnten Beckenbewegung auf die Seite nieder und dabei zieht er auch das fest mit den Vorderpfoten gehaltene Weibchen mit sich fort. Beide liegen dann einen Moment ruhig am Boden.

Die Beobachtung der Copulation bei Kaninchen wird ausserdem bekanntlich dadurch sehr erleichtert, dass nach der ersten Copulation immer noch mehrere in kurzen Zwischenräumen folgen, bis zu Ablauf von $1^1/_4$ Stunden.

Gleich nach der Copulation kann man sehr leicht die Spermatozoen, mit kleinen rundlichen Zellen des Samenblasensecretes vermischt, im unteren Drittheil der Vagina nachweisen, doch ist diese Controluntersuchung, wenn man die in beschriebener Weise vor sich gegangene Copulation beobachtet hat, unnöthig.

Etwas schwerer ist der Begattungsact bei Meerschweinchen zu beobachten, so dass einige Autoren es vorziehen, das Alter der Eier nicht von der Copulation selbst an, sondern von der vorhergehenden Geburt an (Hensen) zu rechnen. In solcher Weise verliert man aber eine gewisse Anzahl von Thieren, da die Copulation nicht nach jedem Wurf eintritt, und wenn sie eintritt, manchmal

nicht unmittelbar, sondern erst nach mehreren Stunden erfolgt. Wenn das Weibchen sich in der höchsten Brunst befindet, so findet die Copulation meist sogleich nach Zulassung des Bockes statt (der Bock scheint immer copulationsfähig zu sein, sofern er nur gesund ist). Das Weibchen nimmt eine charakteristische Körperstellung — mit gestrecktem Rumpfe und gehobenen Becken — ein; ohne activen Antheil des Weibchens scheint auch bei Meerschweinchen wie bei Kaninchen die Immissio so gut wie unmöglich sein. Am Ende der kurzdauernden Begattung macht auch hier das Männchen eine ähnliche Bewegung mit seinem Becken wie beim Kaninchen, um möglichst tief in die Vagina einzudringen. Doch ist hier diese Bewegung nicht so stark und rasch, so dass kein Sprung nach hinten stattfindet. Sogleich nach stattgehabter Copulation belecken beide Thiere ihre Genitalien und nach einigen Momenten wiederholen sie die Begattung 3—4 Mal, aber in sehr kurzer Zeit, d. h. in höchstens $^1/_4$ bis $^1/_2$ Stunde.

Durch mikroskopische Untersuchung des Inhalts der Scheide (Reichert) bin ich niemals zu ganz sicheren Resultaten über die stattgehabte Copulation gekommen, da in Folge der enormen Entwickelung des Penis bei Meerschweinchen die meisten Spermatozoen bei der Begattung direct in den Uterus injicirt werden und nur sehr wenige in der Vagina, hauptsächlich in den obersten Theilen derselben bleiben, von wo sie nur schwer und unter grossen Schmerzen des Thieres zu erlangen sind [1]).

Dagegen kann man manchmal durch einfaches Ansehen der Genitalien des Weibchens einige Minuten bis $^1/_2$ Stunde und mehr nach der Copulation sich Sicherheit darüber verschaffen ob ein Coitus stattgefunden hat oder nicht. Namentlich findet man hier

1) Die eigenthümliche Form des Glans, die im Erectionszustande sich als ein hohler Kegel, genau der Portio vagin. des Weibchens entsprechend, darstellt, ist auch ohne Zweifel dazu geeignet, um die Injection des Samens direct in die Uterushöhle zu vermitteln. Im Gegentheil ist bei Kaninchen die Vagina ungemein lang — 10 cm und noch mehr, also wenigstens 4—5 mal so lang als der Penis im Erectionszustande. Daher halte ich es hier für unmöglich, dass die Einspritzung der Samenflüssigkeit direct in den Uterus hinein stattfinde. Es ist bei allen Untersuchungen über Befruchtung sehr wohl auf diese frappanten Unterschiede im anatomischen Baue der Genitalorgane bei den verschiedenen Thieren zu achten.

nicht selten Partikelchen des geronnenen Secretes der Samenblasen des Männchens, — Massen vom Aussehen gekochter Stärke. Kleine Partikelchen derselben Substanz finden sich manchmal auch im Praeputialsacke des Männchens gleich nach der Ejaculation. Diese Klümpchen sind nichts anderes als Theile des bekannten Pfropfes, der nach Leuckart bei Meerschweinchen die Vagina gleich nach der Ejaculatio seminis vollständig verstopfen sollte. Die Erscheinung wurde später von Bischoff und Hensen bestätigt, dagegen von Reichert bestritten. Ich habe mehrere Male dieses interessante Gebilde beobachtet, und zwar stellte es meistentheils einen ganz treuen Abdruck der Vagina dar. In einem Falle, wo der Pfropf von einem jungen Thiere, das noch niemals geboren zu haben schien, 7 Stunde nach der Copulation, abstammte, hatte derselhe noch einen dünnen Fortsatz nach oben ganz der Höhle des gemeinsamen Uterushalses entsprechend. Dieser Fortsatz theilte sich ferner etwas weiter oben noch in zwei dünne Fädchen, welche den untersten Theilen der beiden Hörner angehörten. Die Fädchen aber waren nicht vollkommen hart, bei dem Herausnehmen des Pfropfes aus der Leiche wurden sie daher abgerissen, während die übrigen Theile des Gebildes zu einem sehr demonstrativen Alcoholpräparate verwendet werden konnten. In anderen Fällen dagegen fand ich, dass der Pfropf nur die obere Hälfte der Vagina ausfüllte oder es war endlich nur eine verschiedene Menge einer halbflüssigen Masse (Reichert) vorhanden. Ob in den letzten Fällen der Pfropf schon ausgestossen worden war (C. Hensen), oder ob die Bildung des Pfropfes keine ganz constante Erscheinung ist, sondern nur vorkommt, wenn der Bock eine längere Zeit vorher keinen Coitus ausgeführt hat, oder ob das von anderen Momenten abhängt, konnte ich nicht sicher entscheiden. Neuerdings haben Lataste (Zool. Anzeiger 1882 Nr. 110 u. 111) und Héron Boyer (Ibid. 1881 Nr. 98 und 1882 Nr. 119 und 120) einige interessante Beobachtungen über dasselbe Gebilde auch bei den anderen Glires eingestellt. Es geht aus diesen Untersuchungen unter Anderem hervor, dass auch das Weibchen einen wesentlichen Antheil an der Bildung des Pfropfes hat und dass der Pfropf immer später ausgestossen wird.

Einen unfruchtbaren Coitus habe ich niemals, weder bei Kaninchen noch bei Meerschweinchen beobachtet, so dass bei allen meinen Thieren die Copulation mit der Ovulation zusammenfiel (gegen Hensen).

Im Eintreten der Brunst habe ich keine Periodicität bei den Versuchsthieren bemerkt.

II. Aufsuchen und Beobachtung der Eier. — Fixations- und Färbungsmethoden.

Um eine möglichst grosse Zahl von Eiern im ganz frischen Zustande zu erhalten, tödtete ich die Thiere gewöhnlich nicht vor der Untersuchung, sondern vivesecirte sie in der Narcose. Für Kaninchen scheinen mir subcutane Aetherinjectionen (3—4 Pravazschen Spritzen für ein mässig grosses Thier) oder Chloral innerlich gegeben, für die Meerschweinchen Chloroforminhalationen (im Anfange der Narcose unter der Glasglocke, später vorsichtig mittels eines in Chloroform getauchten Schwämmchens) die besten Betäubungsmittel zu sein. In tiefer Narcose wurde der Bauchschnitt gemacht und ein Ovarium mit oder ohne Tube rasch herausgeschnitten. Es ist nothwendig die Blutgefässe vorher abzubinden und zwar hat man im letzteren Falle nur eine Ligatur für die Vasa spermatica, im ersteren ausserdem noch eine für die Spitze des Uterushorns nöthig. Das breite Mutterband muss dabei auf 1 cm Breite mitgenommen werden. Dann schliesst man die Bauchwunde mittelst Klemmen oder einer schon vor dem Ausschneiden der Tube angelegten provisorischen Naht und lässt nun das mit einem Tuche bedeckte Thier ruhig in der Narcose liegen, bis die ausgeschnittenen Organe untersucht worden sind. Wenn dann noch das andere Ovarium untersucht werden soll, wird das Thier vorher getödtet.

Das Ovarialei nimmt man aus dem Follikel sehr bequem mittelst eines zugespitzten doppelt geschliffenen Messers, während man auf das Ovarium einen leichten Druck ausübt. Von der Spitze des Messers streicht man das Ei mit einem Tröpfchen des Liquor Folliculi mittelst einer feinen Nadel auf das Objectglas ab.

Wenn man am Ovarium feine Oeffnungen an den zusammengefallenen Follikeln bemerkt, durch die die Eier schon ausgetreten sind, so präparirt man die Tube von ihrem Mesenterium rasch, aber sehr sorgfältig mit feiner Pincette und Schere ab. Diese Operation ist ziemlich delicat, besonders beim Meerschweinchen, wo die Windungen der sehr feinen und langen Tube sehr dicht liegen.

Wenn die vorherige Beobachtung der Copulation, wie bei meinen Versuchen, ganz genau war, kann man einen beträchtlichen Zeitverlust vermeiden, indem man nur eine Abtheilung der Tube abpräparirt, in dem man die Anwesenheit der Eier vermuthen kann; z. B. für die Beobachtung einer der interessantesten Erscheinungen nach der Imprägnation, d. h. der Bildung des Spermakernes und Eikernes und ihrer Conjugation, was gewöhnlich 13—17 Stunden nach der Copulation bei Kaninchen zu Stande kommt, braucht man nur das mittlere Drittheil der Tube zu nehmen. Beide übrigen abgeschnittenen Theile bewahrt man am besten zwischen zwei Uhrgläschen in einer feuchten Kammer, die man in einen Brutapparat stellt, auf. In dieser Weise gehen auch in dem Falle die frischen Eier nicht verloren, wenn man dieselben etwa nicht in dem genannten Theile der Tube anträfe. Die auf einem Objectglase gerade hingelegte Tube wird Behufs Herausnahme der Eier mit einer feinen Schere aufgeschnitten. Nur einmal konnte ich ein Meerschweinchenei in einer nicht aufgeschnittenen Tube bei Syst. IV. Hartnack sehen (Weil, Hensen). In der aufgeschnittenen Tube kann man das Kaninchenei auch mit blossem Auge erkennen, was mir aber bis jetzt nur im ersten Drittel der Tube, wo das Ei noch mit der Corona bekleidet ist, und in dem letzten Drittel, wo es schon eine Eiweisschicht besitzt, gelungen ist. In der Mitte der Tube dagegen konnte ich nur mit Hülfe des Mikroscopes das Ei in Situ beobachten. Es ist in diesem Falle, so wie für das Aufsuchen des Meerschweincheneies in der ganzen nicht aufgeschnittenen Tube, eine schwache Vergrösserung (Syst. I Hartn.) mit kleinem Diaphragma zu empfehlen.

Die Untersuchung der Eier in Situ lässt sich meistens nicht genügend genau vollziehen. Für die rasche und genaue Untersuchung ziehe ich es vor, mich nicht mit dem Auffinden des Eies in Situ abzumühen, sondern ich schabe direct die Schleimhaut der gut entfalteten Tube mit einer langsamen, gleichmässigen Bewegung eines nicht sehr scharfen Messers ab. In dem dabei erhaltenen grossen Tropfen von Schleim mit Epithelien finden sich gewöhnlich alle im betreffenden Theile der Tube gelegene Eier meistens völlig unversehrt. Bei Meerschweinchen ist das Aufschneiden der Tube (Reichert) fast unmöglich, wegen der ausserordentlichen Dünnheit des Organs, besonders wenn es sich um eine rasche Untersuchung handelt. Ein vorsichtiges Auspressen der Tube (Bischoff) mit

einem halb stumpfen Instrumente ist vollkommen genügend, um ganz unbeschädigte frische Eier in einem mitausgepressten Tropfen von Tubarschleim rasch zu bekommen.

Bei der angegebenen Technik kann man, bei einiger Uebung, die Tubareier schon 5—7 Minuten nach dem Bauchschnitte unter dem Mikroskope haben.

Die erste Beobachtung macht man am besten ohne Deckgläschen und ohne Zusatzflüssigkeit unter Anwendung schwacher Systeme (bis V. Hartnack). Diese Beobachtung darf wegen des Eintrocknens nur sehr kurze Zeit dauern. Für eine längere und genauere Beobachtung des lebendigen Eies bedeckt man das zu untersuchende Tröpfchen mit einem kleinen (10 □mm) Deckgläschen, nachdem ein Paar kleine Stückchen feines Papier oder ein Paar Härchen untergelegt sind. Dann werden die Ränder des Deckgläschen mit Oel umsäumt und das Präparat auf einen heizbaren Objecttisch übertragen. Ein Zusats einer kleinen Quantität 0,6 % Kochsalzlösung, oder von Blut, an der Peripherie des Tröpfchens, wenn derselbe zu klein ist, um den ganzen Raum unter dem Deckgläschen auszufüllen, schadet der Beobachtung gewöhnlich nichts. Auerbach's Compressionsmethode kann nur bei äusserst geringen Compressionsgraden für Kaninchen- und Meerschweincheneier angewendet werden. Bei etwas stärkerem Drucke platzt die Zona sehr leicht an einer oder mehreren Stellen unter Bildung der Micropyle ähnlichen Bilder, und fliesst dabei sehr leicht der Dotter aus.

Die verschiedenen Glaszellen und besonders die feuchte Kammer von Ranvier mit Luftreservoir können mit grossem Nutzen bei derartigen Beobachtungen verwendet werden. Ferner eine im Brutapparate vorräthig gehaltene erwärmte grössere feuchte Kammer, um während der Untersuchung der erst entnommenen Eier den Rest des Ovariums oder der Tube aufzubewahren.

Bei den verschiedenen Vorsichtsmassregeln konnte ich manchmal das lebendige Ei mit amöboiden Bewegungen der Kerne bis 2 Stunden lang beobachten. Gewöhnlich dauerte die Beobachtung des sicher lebendigen Objectes 10—30 Minuten.

Für die Fixirung der Eier habe ich die besten Resultate mit Osmiumsäure (0,1⁰—1,0 %) und nachträglicher 2—3tägiger Einwirkung von Müller'schen Flüssigkeit und Einschliessung in Glycerin nach Ed. van Beneden gesehen. Man bekommt nach dieser

Methode wirklich prachtvolle Präparate, welche den Bildern von lebendigen Eiern sehr wenig nachstehen. Nach genügendem Waschen mit destillirtem Wasser können solche Präparate auch gefärbt werden. Die besten Färbemittel sind Alauncarmin nach Grenacher und von Anilinfarben Safranin. Chrom-, Essig- und Salpetersäure, letztere auch in der von Flemming neuerdings empfohlenen starken Concentration, so wie Essigcarmin nach Schneider haben mir bis jetzt keine guten Resultate ergeben.

III. Die Reifungserscheinungen.

Die sogenannte Corona radiata besteht bekanntlich aus spindelförmig umgewandelten Zellen des Discus proligerus. Bischoff hält diese Erscheinung für das am meisten characteristische Zeichen der Reife des Eies. Meine eigenen Beobachtungen stimmen damit theilweise überein. Ich fand mehrere Male, dass die Corona radiata besonders klar und characteristisch an denjenigen Eiern erschien, die von brünstigen Thieren, einige Stunden nach der Copulation entnommen waren. Am schärfsten ausgeprägt habe ich sie 9—11 Stunden nach der Copulation bei Kaninchen gesehen, d. h. unmittelbar vor dem Platzen des Follikels, wo auch meist schon ein Richtungskörperchen ausgetreten war und wo ein Theil der Follikel in demselben Ovarium schon geplatzt war. Auch beim Schwein habe ich dasselbe gefunden. — In solchen Fällen sieht man, dass auch andere, entfernter vom Ei gelegene Elemente des Discus proligerus einer besonderen characteristischen Formumwandlung unterliegen. Die Zellen (Fig. 1) sind bedeutend in die Länge gezogen, von Spindel und Sternform mit langgestreckten, oft mehrfach verzweigten Fortsätzen, mittelst derer sie untereinander vielfach anastomosiren. Es ist dieser Befund auch in allgemein anatomischer Beziehung von Interesse, insofern als Epithelzellen von dieser Form und mit derartigen Anastomosen bei den Säugethieren sehr selten sind — meines Wissens sind sie bis jetzt nur aus der Schmelzpulpa der Zahnanlage bekannt (Kölliker). Die so umgewandelten Zellen bilden lange mit einander gekreuzte Züge in der Form eines Balkennetzes. Das ganze Bild erinnert an die Retinacula Barry's, die auch von Coste und neuerdings von Hensen beschrieben sind.

Es ist nun sehr bemerkenswerth, dass die so umgeformten,

auf der Zona pellucida sitzenden Elemente sehr leicht ihre frühere Form wieder annehmen können. So besteht, wie bekannt, die Corona radiata der Eier, welche im Anfange der Tube angetroffen werden, wieder aus meistens cubischen etwas rundlichen Zellen (cf. Fig. 8). Dieselbe Erscheinung habe ich manchmal nach der Einwirkung einiger nicht momentan fixirenden Reagentien beobachtet.

Diese leichte Umwandlungsfähigkeit in die ursprüngliche Form war wahrscheinlich eine der Ursachen, derentwegen Reichert dieses Zeichen der Maturität, d. h. die Corona radiata, bestritten hat und nur als eine optische Täuschung betrachtete. Ausserdem ist es möglich, dass er nicht vollkommen reife Eier vor sich hatte. Meiner Ansicht nach können Eier aus einer Zeit, die auch nur einige Stunden vor dem Platzen des Follikels liegt, noch nicht als vollkommen reif betrachtet werden. — Als eine der Ursachen der Umwandlung der Follikelepithelzellen in die Spindelform kann wahrscheinlich die Ausdehnung des Follikels durch den angesammelten Liquor Folliculi betrachtet werden, ein Vorgang, der besonders stark in den letzten Stunden vor dem Platzen des Follikels statt hat. Nach dem Platzen des Follikels nehmen die Zellen des Discus wieder (sei es in Folge ihrer Elasticität oder auch einer activen Bewegungsfähigkeit (?) die ursprüngliche Form an. Dies kommt aber nicht sogleich nach dem Austritte des Eies zu Stande. Wenigstens habe ich einmal eine volle schöne Corona am Tubarei gesehen, das höchstens vor einer Stunde, während des Experimentes selbst, ausgetreten war und sich (distal) an der Grenze des ersten und zweiten Drittels der Tube befand (s. unten Beobachtung 5).

Dieselbe Beobachtung wirft ein Licht auf die physiologische Rolle der Corona. Die Vorwärtsbewegung des Eies in der Tube ist kaum durch die Wirkung des Flimmerepithels allein verständlich, jedenfalls kommen antiperistaltische Bewegungen der Tube auch dabei in Betracht, da das Ei, wenn es der vollen Wirkung der Flimmerung allein unterworfen wäre, viel rascher das Tubenrohr passiren müsste, als es das thut. Soll aber die Eigenbewegung der Tube auf das Ei wirken können, so muss dieses durch eine festanhaftende Hülle voluminöser gemacht werden, als es an sich ist, und darin erblicke ich einen Theil der Bedeutung der Corona (des Eiepithels, Waldeyer).

Eine andere Aufgabe der Corona besteht wahrscheinlich darin, dass durch sie d. h. durch die Umformung der Discus selber, welche

die Erscheinung der Corona bedingt, das Ei in seiner Stellung im inneren des Follikels gelockert wird, so dass nunmehr ein leichter Druck oder Anstoss genügt, dasselbe aus seinem Lager zu lösen und aus dem Follikel zu entfernen.

Das beste Mittel schöne und zweifellose Präparate von so umgewandelten Zellen der Corona und der „brides ovariques" Coste zu bekommen, ist die Anwendung von starker Salpetersäure (bis zu 50%) mit nachträglicher Färbung in Alauncarmin.

Die excentrische Stellung des Keimbläschens fällt gewöhnlich mit der Volumzunahme desselben und mit einer Veränderung seiner Form, die dabei vom rundlichen ins ovale übergeht, zusammen. Dieses Zeichen der Reife (Purkinje, K. E. v. Baer) tritt schon sehr früh auf und ist nicht ganz characteristisch. Es kann sich nämlich auch an Eiern finden, welche von nicht brünstigen Thieren stammen. Man constatirt dasselbe gewöhnlich in grossen Follikeln vor dem Eintreten der Brunst, am Ende der Schwangerschaft und in den ersten Tagen nach dem Wurfe, wenn noch keine Copulation stattgefunden hat.

Die excentrische Lage des Keimbläschens ist daher nicht als ein Zeichen der vollkommenen Maturität des Eies zu betrachten.

Diejenige Eiform, bei der das Keimbläschen mit der Zona in Berührung kommt (Figur 4 und 5 Holzschnitt I) stellt schon ein sichereres Zeichen der vollkommenen Reife des Eies dar. Ich beobachtete diese Erscheinung bei Kaninchen 6½—7 Stunden[1]) und 9½ Stunden nach der Copulation und bei Meerschweinchen 12 Stunden nach dem Wurfe (die Zeit der Copulation war hier nicht genau ermittelt).

In anderen Fällen, wo ich diese Erscheinung constatiren konnte, handelte es sich um Kaninchen, die vor 13 und 17 Stunden, und um Meerschweinchen, die 2 und 9 Stunden vorher geboren hatten und um ein Meerschweinchen im Anfange der Brunst. In allen diesen 5 Fällen hatte eine Copulation nicht stattgefunden, obgleich der Bock zugelassen worden war und die geschlechtliche Erregung daher wahrscheinlich nicht mangelte.

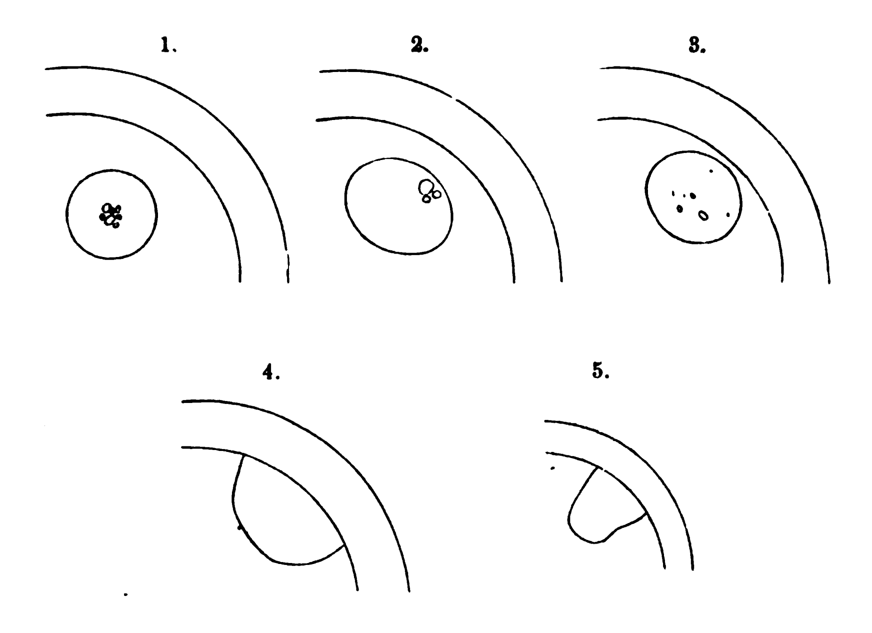
Das Keimbläschen hat in diesem Stadium ein anderes Aus-

---

1) Das Präparat stammt aus dem Ende des Jahres 1880 und ist bis jetzt gut erhalten. (Osmium, Müller'sche Flüssigkeit.)

sehen und eine andere Beschaffenheit als früher. In erster Stelle ist hier die Abwesenheit des Keimfleckes zu erwähnen.

Nach meinen Beobachtungen beginnt dieser Process mit dem Auftreten mehrerer kleinerer Flecke von derselben Lichtbrechung und sonstigen Beschaffenheit, wie der ursprüngliche Keimfleck. Diese Flecke liegen dicht neben dem letzteren und dieser selbst erscheint kleiner als früher. Anfangs liegen diese Flecke nahe bei einander in der Form eines Häufchens (Holzschnitt I. Fig. 1 u. 2),



Erklärung zu Holzschnitt I.

Veränderung des Keimbläschens am reifenden Ei.

1) Kaninchen 1 St. 50 M. nach der Copulation.

2) Kaninchen 9. Tag nach der im Anfange unterbrochenen Schwangerschaft; wahrscheinlich gleich vor dem Auftreten der Brunst.

3) Kaninchen 18 St. nach dem Wurfe; ohne Copulation.

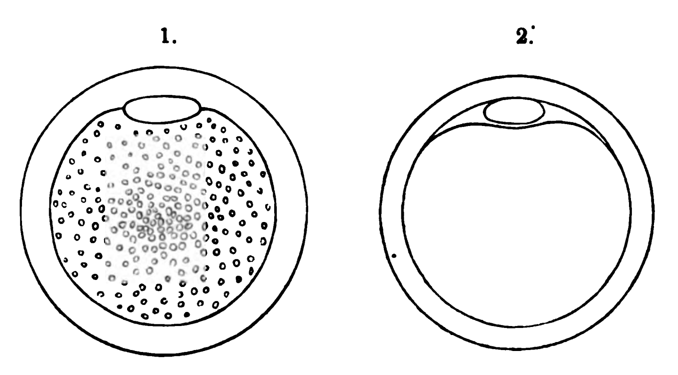
4) Kaninchen 2 Tage nach dem Gebären; ohne Copulation.

5) Meerschweinchen später als 9 Stunden nach dem Wurfe; ohne Copulation.

Alle Figuren nach den mit Osmiumsäure fixirten Eiern gezeichnet. Camera lucida Milne-Edwards, modificirt von Malassez (Hartn. Sept. VII Oc. 3. Schiefe Ebene.)

später aber sind sie im ganzen Keimbläschen zerstreut und werden noch kleiner, so dass sie kaum bemerkbar bleiben (Fig. 3). Im folgenden Stadium (Fig. 4 und 5) ist mir keine Spur mehr von Keimflecken zu finden gelungen.

An den reifenden Eiern der Fische hat schon Auerbach (Organologische Studien H. 1. S. 156 u. f.) zahlreiche Keimflecke bemerkt. Anfangs hielt er dieselben sämmtlich — die Zahl reicht in die Hunderte — für Theilungsproducte des ursprünglichen Keimflecks, später ist er zu der Ueberzeugung gekommen, dass nur ein Theil der kleinen Körperchen durch die Theilung von dem ersten Keimflecke abgeleitet werden könnte; die übrigen aber frei aus der Substanz des Keimbläschens entstehen müssten. So weit ich den Vorgang am Säugethierei verfolgen konnte, machte derselbe mir eher den Eindruck eines successiven Zerfalles des ursprünglichen Keimflecks in immer kleinere Stückchen, welche schliesslich in der Substanz des Keimbläschens verschwinden. Es steht dieses in Uebereinstimmung mit der Beobachtung, dass die Nucleolen auch der übrigen Zellen des Organismus vor der beginnenden Theilung schwinden. (Vgl. u. a. die Arbeiten von Flemming, dieses Archiv.) Fische habe ich nicht untersucht, will also hiermit keineswegs über Auerbachs Angaben ein Urtheil ausgesprochen haben. Auch Hertwig bei Nephelis und Bütschli bei Aphis beobachteten Theilung des Keimfleckes in zahlreiche Fragmente. Kölliker fand bei Ascaris dentata schon im Jahre 1843, dass der Keimfleck wahrscheinlich früher als das Keimbläschen verschwindet; neuerdings bewiesen Kleinenberg bei Hydra u. van Beneden bei Asteracanthion rubens die regressive Metamorphose am Keimflecke und dessen Theilung in mehrere Fragmente, die später verschwinden.



Erklärung zu Holzschnitt II.

Austreten des Keimbläschens; Bildung des ersten Richtungskörperchens.

Meerschweinchen 10—18 St. nach dem Wurf; Copulation nicht beobachtet. Nach den frischen Präparaten mittelst Camera lucida gezeichnet.

Die Substanz des Keimbläschens erscheint an frischen Präparaten homogen und ziemlich stark lichtbrechend. Auch die Form des Keimbläschens wird dabei verändert. Gewöhnlich ist es einfach abgeplattet (Holzschnitt II, 2) oder hat eine Gestalt wie sie in Fig. 4 u. 5 Holzschn. I abgebildet ist; endlich hat es ganz unregelmässige faltige Conturen (cf. Fig. 2. Taf. IX). Wahrscheinlich ist ein Theil seiner Substanz, und zwar hauptsächlich flüssige Bestandtheile (Kernsaft nach O. Hertwig), in den Dotter hineingetreten.

Das weitere Sckicksal des Keimbläschens ist sehr innig mit den anderen wichtigen Vorgängen bei der Reifung des Eies verbunden, namentlich mit dem Auftreten der Richtungskörperchen.

Meinen Beobachtungen nach stammt das erste Richtungskörperchen direkt vom Keimbläschen (Oellacher). Ich möchte hier erst eine diesbezügliche Beobachtung nach meinen Protokollen anführen, ehe ich in der Schilderung weiter gehe.

Beobachtung I. Ein Meerschweinchen gebar am 1. III. zwischen 8½ Uhr Abends und 5 Uhr Morgens. Eins der jungen lebte bis Abends 8 Uhr und schien ganz reif zu sein. Eine Copulation hatte nicht stattgefunden, obwohl der Bock zugelassen worden war. Um 3 Uhr Nachmittags wurde das linke Ovarium exstirpirt. Zwei Follikel waren sehr gross. Das herausgenommene sogleich frisch ohne Zusatz untersuchte Ei bot das Bild von Fig. 1 Holzschnitt II dar. Man sieht, dass das Keimbläschen dicht der Zone anliegt, abgeflacht und von homogenem Aussehen ist. Die grösseren dunklen Dotterkugeln sind im Centrum des Dotters mehr zusammengehäuft. Einige Minuten später, nach Zusatz von 0,6% pro ClNa-lösung erschienen sie im ganzen Eie zerstreut (Ei abgestorben?). Das Keimbläschen wurde dabei etwas blasser; dann blieb es ohne Veränderungen während einer 2stündigen Beobachtung auf dem heizbaren Objekttische. Das aus einem anderen Follikel, ungefähr 5 Minuten später entnommene Ei ist auf Fig. 2 Holzschn. II dargestellt. Man sieht ein deutliches grosses Richtungskörperchen von der Form und Grösse des in der vorigen Figur abgebildeten Keimbläschens; nur scheint es etwas dicker und zu gleicher Zeit kürzer zu sein. Der Dotter ist an der Stelle des ausgetretenen Richtungskörperchens von der Zona etwas abgedrängt, so dass das Richtungskörperchen in einer Delle des Dotters zu liegen scheint. Eine strahlige Figur ist im Dotter nicht bemerkbar. Ein aus dem anderen Ovarium eine halbe Stunde später entnommenes Ei war dem zweiten Eie ganz gleich. Die frischen Präparate wurden sogleich mit der Camera lucida gezeichnet. Professor Waldeyer hat die Präparate auch im frischen Zustande gesehen und dabei an dem Richtungskörperchen des zweiten Eies einen kleinen Fortsatz bemerkt, der seine Form derart veränderte, als ob es sich um amöboide Bewegungen des betreffenden Richtungskörperchens handelte (Hensen).

Die zwei ersten Eier dieser Beobachtung stellen evident zwei successive Stadien eines und desselben Processes dar — den Austritt des modificirten Keimbläschens und die Bildung eines Richtungskörperchens aus demselben.

In einem anderen ähnlichen Falle bei einem Meerschweinchen mit Symptomen der Brunst, habe ich an einem und demselben Eie ganz dasselbe beobachten können. Bei der ersten Untersuchung sah man ein abgeplattetes Keimbläschen dicht der Zone anliegen, dann aber nach einigen Momenten, die nöthig waren, um das Deckgläschen mit Oel zu umranden, stellte das Präparat schon das Bild der Figur 2 Holzschnitt II dar. Nach geschehener Umrandung, welche mit aller Sorgfalt ausgeführt wurde, war an dem Eie keine Spur irgend einer Druckeinwirkung wahrzunehmen, so dass ich nicht annehmen kann, dass hier das Keimbläschen künstlich ausgepresst worden wäre. Zu dieser Beobachtung ist ausserdem notirt, dass das frisch ausgetretene Richtungskörperchen einige glänzende Pünktchen oder vacuolenartige Gebilde einschloss. An den anderen Eiern von demselben Ovarium fand ich keine Spur weder vom Keimbläschen noch vom Richtungskörperchen. Eine weitere Präparation dieser Eier so wie Lageveränderungen derselben auf dem Objectglase habe ich leider nicht ausgeführt.

Einen ähnlichen Befund lieferte mir noch ein Meerschweinchen mehr als 12 Stunden nach dem Werfen. Die Zeit der Copulation war nicht genau notirt, aber die Spermatozoiden wurden schon in den Tuben gefunden.

Auch bei einem Kaninchen $9^1/_2$ Stunden nach der Copulation hatte ein Ei ein grosses Richtungskörperchen, das dem Aussehen nach sehr dem abgeplatteten nahe zur Zona gerückten Keimbläschen der Fig. 2 Holzschn. II ähnlich war, nur mit dem Unterschiede, dass es etwas kleiner schien. Dies fällt sehr ins Auge, besonders wenn man es mit demselben Stadium beim Meerschweinchenei vergleicht. An einem anderen Eie aus demselben Eierstocke wurde ein genau im Momente des Austretens begriffenes ähnliches Richtungskörperchen beobachtet. Ein Theil desselben schien noch im Dotter befindlich, während der andere schon aussen war und sich dicht unter der Zona in einem flachen Grübchen am Dotter befand. In beiden Eiern war keine Strahlenfigur bemerkbar. An dem dritten Eie aus demselben Eierstocke wurde weder ein Keimbläschen,

noch ein Richtungskörperchen gesehen; das Ei war aber nicht vortheilhaft präparirt.

Zur Bestätigung dieser Beobachtungen können auch die Tubareier, sehr kurz nach ihrem Austritte aus dem Eierstocke dienen. So sieht man an Fig. 8 (Meerschweinchen) ein der Form und der Grösse nach dem Keimbläschen entsprechendes Richtungskörperchen. In einer anderen Beobachtung hatte ein Tubarei von Meerschweinchen 6 St. nach der Copulation etwa ein eben so grosses Richtungskörperchen, aber von ganz unregelmässiger Form, so dass es wie ein in amöboider Bewegung begriffener Körper aussah. In einem anderen Eie aus demselben Tuba war ein eben so grosses Richtungskörperchen von Bisquitform, wie in Theilung begriffen, aber ohne karyokinetische Figuren zu sehen.

Alle diese Beobachtungen lassen kaum einen Zweifel daran aufkommen, dass bei der Bildung der Richtungskörperchen, wenigstens des ersten derselben, das Keimbläschen einen direkten Antheil nimmt. Es ist ferner dadurch festgestellt, dass letzteres sich vorher sehr beträchtlich verändert, dass namentlich der Keimfleck verschwindet und dass eine Umwandlung aus einem bläschenförmigen Zustande zu einem homogenen protoplasmaähnlichen Klümpchen stattfindet, der active amöboide Bewegungen ausführen kann. Die letzte Erscheinung so wie eine gewisse Volumabnahme, die besonders beim Kaninchen bemerkbar ist, legen die Vermuthung nahe, dass dabei ein Uebergang einiger Bestandtheile des Keimbläschens, und zwar am wahrscheinlichsten der flüssigen Bestandtheile, in den Dotter stattfindet. Mit Hülfe dieser letzteren Vermuthung wird die schwer erklärbare Erscheinung, dass eine der wichtigsten Zellen des Organismus, gleich vor dem Eintritte einer der wichtigsten Zellenfunctionen, — der Zellvermehrung, — ihren wichtigsten Theil — den Kern — verliert, verständlicher. Uebrigens ist damit die eigentliche Bedeutung der Richtungskörperchen noch nicht erklärt. Vielleicht werden die herrschenden Ansichten darüber, nämlich, dass die Richtungskörperchen keine Rolle bei der weiteren Entwicklung des Embryo spielen, was sich auch in dem von Fol gegebenen Namen „corpuscules de rebut" ausspricht, überhaupt nicht festgehalten werden können. Vielleicht wird man später zu der Einsicht gelangen, dass die Richtungskörperchen der Säugethiere, wenigstens das erste derselben, keine completen Homologa der Richtungskörperchen der niedern Thiere sind, wo die schönen

und genauen Untersuchungen von O. Hertwig, Fol und Anderen über Echinodermen und ältere von Ch. Robin über Hirudines ganz andere Entstehungsweisen derselben erwiesen haben.

Die von mir gegebene Beschreibung des Schwundes des Keimbläschens und der Bildung des Richtungskörperchens weicht bekanntlich von den Angaben der meisten anderen Forscher über diese Erscheinung bei den genau untersuchten niederen Thieren, so wie von E. van Beneden's Angaben über Kaninchen ab. Unsere Beobachtungen sind darin übereinstimmend mit dem letzgenannten Forscher, dass van Beneden neben dem Keimfleck auch mehrere „Pseudonucleolen" in ganz reifen Keimbläschen bemerkte. Auch die Annäherung der letzteren an die Peripherie des Dotters und die Berührung des Dotters mit der abgeflachten Seite des Keimbläschens haben wir beide in ähnlicher Weise gesehen. Weitere von van Beneden beschriebene Erscheinungen, wie Bildung der lentille cicatriculaire, plaque nucléolaire, corps nucléoplasmique und corps nucléolaire, konnte ich aber nicht wahrnehmen, ebensowenig wie Balbiani, der auch neuerdings diese Angaben von van Beneden zu bestätigen suchte. Weiterhin sind unsere Beobachtungen wieder in Uebereinstimmung, namentlich darin, dass der Moment des Schwundes des Keimbläschens mit dem Auftreten des Richtungskörperchens zusammenfällt, und dass ein Theil der Substanz des Keimbläschens direkt in das Richtungskörperchen übergeht. Nur die gleichzeitige Bildung von zwei Richtungskörperchen aus dem Keimbläschen habe ich niemals beobachtet. Für Meerschweinchen, wo das Ei viel kleiner ist, dagegen das Richtungskörperchen grösser als bei Kaninchen, halte ich das sogar für unmöglich und scheint mir wenigstens für dieses Thier das zweite Richtungskörperchen eine ganz andere Entstehungsquelle, als das erste Richtungskörperchen zu haben; wahrscheinlich dieselbe, wie sie neuerdings für Echinodermata angegeben ist. Die Differenz zwischen beiden Richtungskörperchen habe ich besonders gut aus dem in Fig. 10 dargestellten Präparate notirt, wo eins derselben ganz klar, homogen, das andere hingegen feinkörnig und mit amöboiden Fortsätzen erschien. Nur erkläre ich mir diese Differenz anders als van Beneden; Einige in der Litteratur befindliche Angaben, dass auch ein ganz reifes Säugethierei, ja sogar ein in der Tube gefundenes noch Keimbläschen haben könne (Bischoff, v. Beneden 1870), müssen als ein Irrthum betrachtet werden. In diesen Beobachtungen sind mit Keimbläschen ganz andere Gebilde — meistens der Eikern — verwechselt worden. Zu dieser Kategorie gehört auch wahrscheinlich die Fig. 148 in Kölliker's Entwickelungsgeschichte, II. Aufl., copirt nach Hensen, wo unter Vg. der Spermakern als Keimbläschen bezeichnet ist.

Active Contractionserscheinungen des Dotters treten auch als eine Reifungserscheinung in verschiedenen Formen auf. In erster Linie muss hier die leichte Contraction an der Stelle des Austretens des 1. Richtungskörperchens am Eipole genannt werden (Holzschnitt II Fig. 2). Man sieht hier eine leichte Ver-

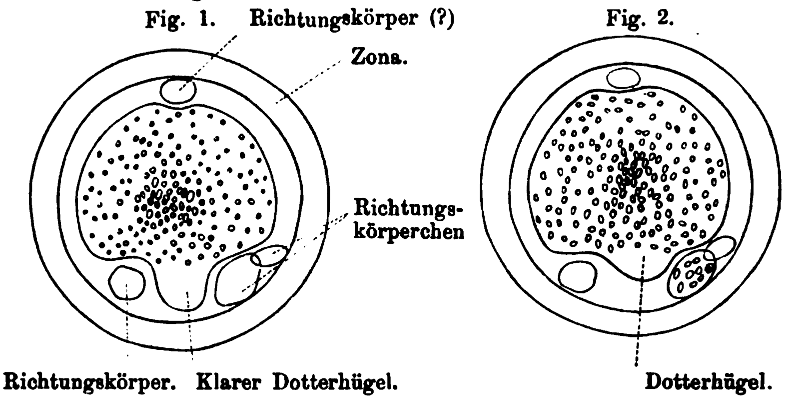
tiefung an der Oberfläche des Dotters, in der ein Theil des Richtungskörperchens liegt und beiderseits davon auf eine gewisse sehr kleine Strecke einen am lebenden Ei mit klarer Flüssigkeit gefüllten Raum (perivitelliner Raum). Die Compression des Dotters an dieser Stelle scheint mir theils passiver Natur zu sein.

Etwas Anderes ist es, wenn der Dotter fast an seiner ganzen Peripherie von der Zona abgelöst erscheint und nur an wenigen Punkten die Zona berührt, wie es schon von Bischoff und Anderen am Tubarei der Säugethiere vielfach beschrieben worden ist (cf. Fig. 10 u. and.). Dabei nimmt bekanntlich das Volum des Dotters beträchtlich ab, bis auf ungefähr ein Drittel des ursprünglichen. Die Conturen des so contrahirten Dotters sind gewöhnlich von kreisähnlichem oder ovalem Umrisse, manchmal jedoch auch eingebuchtet oder von sonderbarer unregelmässiger Form, wie es Hensen l. c. in Fig. VIII Taf. 6 abgebildet hat und wie ich es auch mehrere Male gesehen habe; diese letzteren Bilder erinnern sehr an amöboide Bewegungen. Solche Contractionen des Dotters sah ich niemals an dem Ovarialei und scheint mir die Vermuthung ganz berechtigt, dass eine active Contraction, wenigstens wenn sie in sehr ausgeprägter Form auftritt, schon als eine der nächsten Folgen der stattgefundenen Imprägnation zu betrachten sei.

Uebrigens habe ich auch einen bis zur Hälfte des Volumens contrahirten Dotter einmal bei einem Meerschweinchenei aus der Mitte der Tube mehr als 12 Stunden nach dem Wurfe gesehen. Hier konnte aber kein einziges Spermatozoon im ganzen Genitalkanal, der sorgfältigsten Untersuchung ungeachtet, nachgewiesen werden. Die andere Tube dieses Thieres wurde ungefähr 12 Stunden später excidirt und ein Ei mit zwei grossen Segmenten und mehreren sehr kleinen darin gefunden. In diesem Falle scheint eine hochgradige Contraction des Dotters, und sogar ein Anfang von Segmentirung, letzterer Process aber in abnormer Weise, ohne Copulation, eingetreten zu sein, ein Vorgang, der somit als ein parthenogenetischer erklärt werden müsste.

Zu den activen Contractionserscheinungen muss ich noch ein dreimal von mir gesehenes Phänomen rechnen. An einem Meerschweinchenei, 16 Stunden nach der Begattung, sah ich den mässig contrahirten ovalen Dotter an einer Spitze seines scharf abgegrenzten Contours einen abgerundeten conischen klaren Fortsatz bilden, der mich lebhaft an den Cone d'attraction von Fol erinnert hat.

Mehrere Spermatozoen wurden in der Tube nachgewiesen, keins aber in der nächsten Umgebung des Eies gesehen. Die Conturen des Conus änderten sich eine Zeit lang augenscheinlich, und kann Professor Waldeyer die Genauigkeit der Beobachtung mit zwei von ihm selbst gemachten Zeichnungen bestätigen (Holzschnitt III).



Erklärung zu Holzschnitt III.

Eier vom Meerschweinchen 16 Stunden post Coitum in der Mitte der Tube gefunden. — Fig. 2 einige Momente später gezeichnet von demselben Präparate als Fig. 1.

Nach der Fixirung mit Osmiumsäure schwand der Conus. Das Ei bot ausserdem noch eine andere Eigenthümlichkeit, nämlich das Vorhandensein von 4 Körpern, die gar nicht von Richtungskörperchen unterschieden werden konnten. Eine solche Zahl von Richtungskörperchen wurde bis jetzt niemals meines Wissens beim Meerschweinchen beobachtet. Bei Kaninchen haben Coste sowie Bischoff (Kaninchenei, Tab. I Fig. 6) schon 5 Richtungskörperchen beschrieben.

Eine ähnliche Beobachtung habe ich noch einmal zwei Jahre später an einem Meerschweinchen 6 Stunden nach der Copulation machen können. Zwei Eier wurden in der Mitte der sehr langen Tube gefunden; an einem derselben waren noch einige Zellen der Corona auf der Zona und ein sehr grosses bisquitförmiges Richtungskörperchen zu sehen. Der Dotter war mässig contrahirt und berührte nur in einem Punkte die Zone. Auf der entgegengesetzten Seite des Dotters, gleich unter dem Richtungskörperchen, sah ich einen ebensolchen Conus unter meinen Augen sich bilden und dann sogleich, aber sehr langsam, wieder verschwinden. Auch in diesem Falle war kein Spermatozoon in der Nähe des Eies zu sehen, so

wie kein Pronucleus im Innern des Dotters, so dass das Ei mir noch unbefruchtet zu sein schien. Im dritten Falle dagegen (Meerschweinchen aus der Mitte der Tube 13½ St. nach der Copulation) waren in der nächsten Nachbarschaft des Eies drei todte Spermatozoen bemerkbar.

In diesen drei Fällen konnte man durch direkte Beobachtung die amöboiden Bewegungen des Dotters, constatiren (cf. Hensen, l. c. p. 221, Balbiani). Dagegen vermochte ich niemals die Bischoff'sche rotirende Bewegung des Dotters zu sehen, ungeachtet dass ich mehrere Male Gelegenheit gehabt habe, die Eier von Meerschweinchen in dem von Bischoff abgebildeten Stadium (Meerschweinchen, Tab. I Fig. 4), in welchem er dieses Phänomen beobachtete, zu untersuchen und zwar manchmal unter ganz vorzüglichen Bedingungen der Beobachtung.

Starke und rasche Volumveränderungen des Dotters, sowie seine amöboiden Bewegungen sprechen gegen die Existenz einer besonderen Dottermembran (membrane vitelline), wie sie von van Beneden bis neuerdings für das reife Ovarialei des Kaninchens angenommen wird. Ich suchte vergebens mehrere Male nach einer solchen Membran, konnte mich jedoch niemals in unzweifelhafter Weise von ihrer Existenz überzeugen. Das Ei in Fig. 10 spricht besonders gegen die Annahme der Dottermembran. Auf der ganzen Oberfläche des Dotters konnte man zahlreiche kleine, aber ganz deutliche lappige hyaline Fortsätze constatiren. Das Ei wurde ganz frisch und ohne Zusatz untersucht. Es stammte von einem Meerschweinchen 28—29 Stunden nach der Copulation.

Zu den nicht unwichtigen Reifungszeichen gehört auch das Auftreten von Dotterkugeln im Dotter, welche grösser und viel dunkler als die Körnchen des übrigen Protoplasmas erscheinen[1]. Sie vertheilen sich in besonderer, meist regulärer Weise im Dotter, indem sie sich im Centrum desselben anhäufen (medullare und corticale Substanz von van Beneden, cf. Fig. 9).

Diese Trennung des Dotters in zwei Schichten kann man auch nach der Dottercontraction, ja sogar nach der Imprägnation beobachten.

Ganz characteristische zu derselben Art der Erscheinungen gehörende Bilder habe ich an reifen Ovarialeiern bei drei Kaninchen 8—11½ Stunden nach der Copulation beobachtet. Die dunkleren Dotterkügelchen bildeten mehrere Häufchen von unregel-

1) Besonders gross sollen sie den Zeichnungen von van Beneden und Julin nach bei den Fledermaus-Eiern sein.

mässiger Form und ungleicher Grösse, die im ganzen Dotter ohne jegliche Ordnung zerstreut waren und der Dotter hatte dabei ein höchst characteristisches fleckiges Aussehen. Solche Eier haben bekanntlich Bischoff (Kaninchenei, Taf. I Fig. 2) und Coste gesehen und abgebildet, und zwar Coste von einem vollkommen reifen Ovarialei 10 Stunden nach der Copulation[1]). Ich habe im Ganzen mehr als 10 solcher Eier beobachtet und mehrere davon Professor Waldeyer demonstrirt. Immer waren dabei auch andere unzweifelhafte Reifungserscheinungen, als Anwesenheit der Richtungskörperchen u. a. vorhanden, und manchmal waren schon einige Follikel desselben Eierstockes geplatzt (cf. Beobachtung 5 unten), so wie in der citirten Beobachtung von Coste. Auch an den eben in die Tube eingetretenen Eiern war diese sonderbare Vertheilung der Dotterkügelchen noch bemerkbar. Ebenso sah ich an den mit Osmium fixirten Eiern das Bild unverändert.

Ich bin geneigt die ebenbeschriebene Erscheinung, als eine der normalen Reifungserscheinungen und zwar eine der letzten der Reihe nach zu betrachten.

Dotterkern im Ovarialei. Bei drei Kaninchen habe ich den Dotterkern im Ovarialei (Balbiani) beobachtet und zwar zweimal an reifenden Eiern mit gleichzeitig existirenden, aber peripher gelegenen Keimbläschen und einmal an einem ganz reifen Eie 8 Stunden nach der Copulation. Ich halte es für nothwendig alle diese drei Fälle hier kurz zu protocolliren:

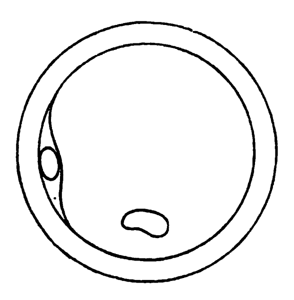
Beobachtung 2. Einem Kaninchen wurde am 6. Tage der Schwangerschaft das rechte Uterushorn exstirpirt, am 7. Tage das linke. Acht Tage später starb das seit der Zeit der Operation vom Männchen isolirte Thier und bei der Obduction wurde eine grosse abgekapselte Abscesshöhle an der Stelle des exstirpirten linken Hornes und des linken Ovariums gefunden. Das rechte Ovarium sah vollkommen gesund aus und enthielt 5 grosse prall gespannte Follikel. In einem von den untersuchten Eiern (Fig. 2) war das Keimbläschen derartig verändert, dass über sein nahe bevorstehendes Verschwinden kein Zweifel sein konnte: es war ganz an der Peripherie des Dotters gelegen, schloss zwei grössere Keimflecke und mehrere Nebennucleolen ein und seine Contouren waren unregelmässig, fast von faltigem Aussehen. Nahe dem Centrum dieses reifenden Eies lag, ziemlich tief in den

1) In der Erklärung der Bischoff'schen Zeichnungen ist nichts weiteres als „Ovarialei" gesagt. An meinen Präparaten waren die Flecke niemals von so gleicher Form, Grösse und Färbung, als das auf der Bischoff'schen Zeichnung der Fall ist.

Dotter eingesenkt, ein deutlicher kernähnlicher Körper, über dessen Grösse und Form die Fig. 2, welche nach einem mit Osmium und Müller'scher Flüssigkeit behandelten Präparate gezeichnet worden ist, eine richtige Vorstellung giebt. Die Substanz dieses Kernes war äusserst feinkörnig. Keine Spur eines Kernkörperchens konnte ich am frischen Präparate bemerken. — Eins von den übrigen aus demselben Eierstocke entnommenen Eiern war ohne Keimbläschen, in zwei anderen waren ebenso an der Peripherie des Dotters grosse ovale Keimbläschen, aber kein Dotterkern zu constatiren. Die Elemente der Corona radiata waren noch nicht vollkommen faserartig beschaffen.

Beobachtung 3. Das zweite Mal habe ich den Dotterkern genau im Centrum eines Ovarialeies bei einem Kaninchen, das 13 Stunden vorher geboren hatte, sich aber nicht begatten liess, wahrgenommen. Das Keimbläschen war ebenso wie bei der ersten Beobachtung ganz nahe der Peripherie gelegen, schloss keinen deutlichen Keimfleck mehr ein und sah etwas faltig aus. Die Contouren des Dotterkernes schienen mir während der Untersuchung sich zu verändern. Das Ei wurde mehr als 3 Stunden auf dem heizbaren Objecttische in einer Ranvier'schen feuchten Kammer beobachtet, bot aber keine weiteren Veränderungen dar.

Beobachtung 4. Im letzten Falle handelte es sich um ein Weibchen, das in meinem Käfige geboren hatte, seine Jungen säugte und 25 Tage nach der Geburt sich begatten liess. 8 Stunden nach der letzten Copulation wurde ein Ovarium mit 3 grossen prall gefüllten Follikeln exstirpirt. An allen drei Eiern wurde eine prachtvolle Corona, radialgestreifte Zona, Abwesenheit des Keimbläschens und fleckiges Aussehen des Dotters constatirt. Zwei von diesen Eiern zeigten ausserdem am Eipole contrahirten Dotter und ein grosses Richtungskörperchen. In einem von diesen letzten Eiern fand sich ein Dotter kern. Wie aus dem nach der Camera lucida-Zeichnung angefertigten Holzschnitte IV ersichtlich, war er excentrisch gelegen, etwas kleiner als das Keimbläschen eines reifen Eies, von schwach glänzender homogener Substan



Erklärung zu Holzschnitt IV.

Kaninchen 8 St. nach der Copulation. Richtungskörperchen, Dotterkern. — Halbschematische Zeichnung.

und unregelmässiger Form. Während seiner Beobachtnng durch Professor Waldeyer (heizbarer Objecttisch) führte er amöboide Bewegungen aus. — Die 1 Stunde später aus dem anderen Eierstocke entnommenen zwei Eier waren von ganz ähnlicher Beschaffenheit, nur waren weder Richtungskörperchen, noch Dotterkerne zu bemerken.

Die angeführten Beobachtungen über den Dotterkern sind natürlich ungenügend, um irgend welche sichere Schlüsse wie über die Enstehungsweise, als auch über die Bedeutung dieses Gebildes zu ziehen. Eine Vermuthung aber halte ich für sehr plausibel, nämlich, dass der hier sogenannte Dotterkern nichts anders sei, als der später näher zu besprechende Eikern. Dafür spricht seine Form, Grösse, die Beschaffenheit seiner Substanz und die Fähigkeit amöboide Bewegungen auszuführen. Wenn diese Vermuthung bestätigt werden sollte, so wäre sein so zeitiges Auftreten, früher als die Begattung erfolgt und unabhängig von ihr, ja sogar bei Eiern, an welchen das Keimbläschen noch nicht geschwunden ist, und andere sichere Zeichen der Reife noch fehlen, eine höchst interessante Erscheinung. Das Keimbläschen hätte dann an der Bildung der ersten Segmentkugel keinen directen Antheil, was auch mit meinen Beobachtungen über den Schwund des Keimbläschens vollkommen übereinstimmt[1]).

Ob jedes reife Ovarialei einen Dotterkern hat, und ob derselbe nur wegen der Undurchsichtigkeit des Dotters so selten sichtbar ist, kann nur durch zahlreiche weitere Untersuchungen entschieden werden. Mir scheint diese Vermuthung nicht unmöglich zu sein.

Am Ende dieses Capitels will ich noch eine Beobachtung anführen, die ein gutes Beispiel eines vollkommen reifen Ovarialeies des Kaninchens betrifft und auch in manchen anderen Beziehungen nicht ohne Interesse ist.

Beobachtung 5. Ein Kaninchen gebar ein einziges, sehr grosses aber todtes Junges 5 h. 37′ Abends. 2 Stunden 23 Minuten später, also um 8 Uhr Abends, fand die erste Copulation und später noch mehrere statt. Die ganze Nacht blieb das Weibchen mit dem Bocke zusammen. Um $6^3/_4$

---

1) Bekanntlich hat Fol im Gegentheil bei Echinodermen beobachtet, dass der Eikern nur nach dem Schwunde des Keimbläschens und nach der Bildung beider Richtungskörperchen aus dem im Dotter bleibenden Theile des zweiten Amphiaster entsteht. Nach diesen Untersuchungen wäre also die gleichzeitige Existenz des Eikernes und des Keimbläschens bei den Echinodermen eine Unmöglichkeit.

Morgens Anfang der Aethernarcotisation; um $7^1/_4$, als $10^1/_4$ Stunden nach der ersten Copulation, wurde die Bauchhöhle geöffnet. Auf einem Ovarium sah man 4 frisch geplatzte Follikel und einen sehr grossen trüben röthlich gefärbten geschlossenen Follikel. Am anderen Ovarium befand sich ein frisch geplatzter und ein noch ungeplatzter Follikel genau von derselben Beschaffenheit, wie der eben beschriebene. Das erste Ovarium wurde exstirpirt und die Bauchwunde zugenäht. Das dem grössten Follikel entnommene Ei liess eine sehr schöne vollkommen entwickelte Corona radiata erkennen. Auch die benachbarten Elemente des Discus waren stark faserartig umgebildet und nicht selten mit gegabelten Fortsätzen versehen. Der Eidotter hatte ein fleckiges Aussehen und war nur am Pole contrahirt. In einer hier bemerkbaren Delle befand sich ein einziges sehr grosses Richtungskörperchen, das sehr klare amöboide Formveränderungen wahrnehmen liess. Keine Spur eines Keimbläschens noch irgend welches anderen Kernes konnte wahrgenommen werden. Nach der Präparation des Eies, und zwar nach der Abtrennung der Corona, bot die Zona ganz deutliche radiäre Streifung (Sehlen[1]).

Um $8^1/_2$ h. wurde das Thier getödtet und die Bauchhöhle von Neuem eröffnet. Im zurückgebliebenen Eierstocke wurden jetzt zwei frisch geplatzte Follikeln gefunden. Einer von diesen war also während der Untersuchung des ersten Eierstockes geplatzt, d. h. $10^1/_4$—$11^3/_4$ Stunden nach der ersten Copulation. Beide Eier wurden nebeneinander in der Tube gefunden, an der Grenze des stark geschwollenen ersten und zweiten Drittheiles dieses Organes. Beide Eier stellten genaue Copien des eben beschriebenen Ovarialeies dar (Corona, fleckiger Dotter, beginnende Contraction desselben und ein grosses Richtungskörperchen). Kein Kern, kein Spermatozoon, keine weitere Dottercontraction war wahrzunehmen. Die Eier schienen noch nicht imprägnirt zu sein. Eines von beiden Eiern hatte somit das erste Drittel der Tube in weniger als $1^1/_4$ Stunden durchwandert.

Schlussfolgerungen über Reifungserscheinungen.

I. Von den Reifungserscheinungen am Säugethier habe ich folgende beobachtet: 1. Corona radiata, 2. peripherische Lage des Keimbläschens, 3. Auflösung des Keimfleckes, 4. Schwund des Keimbläschens, 5. Auftreten eines Richtungskörperchens, 6. Beginn der Contraction des Dotters an einem Eipole, 7. amöboide Bewegungen des Dotters, 8. Auftreten von grösseren Dotterkugeln in demselben, 9. fleckiger Dotter, 10. den sogenannten Dotterkern.

II. Sie treten meist sehr spät auf, gewöhnlich erst nach der

1) Sehlen. Arch. f. Anat. u. Phyl. Anat. Th. 1882. H. 1.

Copulation. Nur die periphere Lage des Keimbläschens, eine nicht stark ausgeprägte Corona und vielleicht auch der Dotterkern können auch ausser der Brunst beobachtet werden; daher kann man diese Zeichen vielleicht als relative unterscheiden, während alle übrigen als absolute Zeichen der Reife zu betrachten sind. Nach dem Auftreten der letzteren verlässt das Ei in kurzer Zeit, manchmal schon in wenigen Minuten, den Follikel.

III. Das erste Richtungskörperchen ist nichts anderes als das herausgetretene veränderte Keimbläschen.

IV. Befruchtungsvorgänge.

Das distale Drittel der Tube wird beim Kaninchen und Meerschweinchen vom ausgetretenen reifen Eie rasch, und ohne dass letzteres besondere Veränderungen erlitte, passirt. Erst im mittleren Drittel, 13—17 Stunden nach der Copulation, tritt eine neue Reihe von interessanten Veränderungen auf. Nur in diesem Theile der Tube habe ich das Ei bei den beiden genannten Species im unzweifelhaften Contact mit Spermatozoen gesehen, und zwar in einigen Fällen wahrscheinlich eben nach der stattgefundenen Imprägnation. Es sei mir erlaubt die betreffenden Beobachtungen hier anzuführen.

Beobachtung 6. Ein Kaninchen hatte am 25. V. zwischen 1 und 6 h. Nachmittags, in welcher Zeit es unbeobachtet geblieben war, 6 Junge geboren. Nach sofortiger Zulassung des Bockes wurde um $6^1/_4$ h. die erste Copulation beobachtet und dann noch mehrere. Während der Nacht wurde das Weibchen mit dem Bocke zusammen gelassen. Am 26. V. um $8^1/_2$ h. Morgens wurde dem tief narcotisirten Thiere die rechte Tube ausgeschnitten. Auf dem rechten Ovarium waren 3 frische gelbe Körper bemerkbar. Um 8 h. 45′, d. h. $14^1/_2$ Stunden nach der ersten Copulation wurden drei Eier schon in der Mitte der betreffenden Tube gefunden und mit allen Cautelen beobachtet, doch ist es vielleicht in diesem Falle möglich, dass ein geringer Druck des Deckgläschens stattfand.

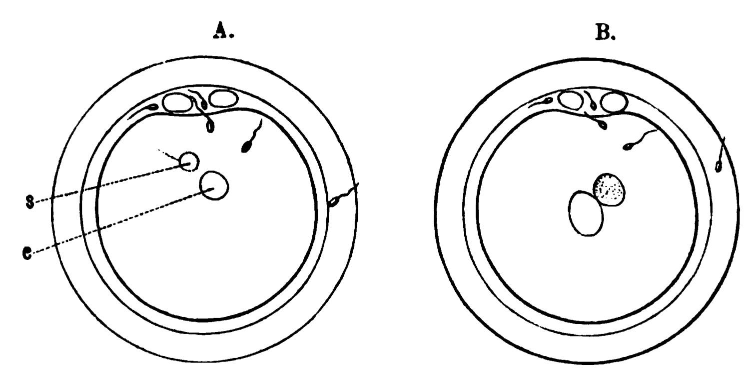
Das erste Ei (Fig. 3) hatte zwei Richtungskörperchen und mehrere Spermatozoen theils ausserhalb der Zone, theils innerhalb derselben gelegen. Die meisten Spermatozoen sind in der Figur nicht mitgezeichnet, so wie auch die Theilung des Dotters in die drei van Beneden'schen Schichten, eine centrale, eine peripherische und eine intermediäre nicht auf der Zeichnung angegeben ist. Zwei Spermatozoen wurden innerhalb der Zona an der Oberfläche des Dotters sich bewegend angetroffen, was auch von Professor Waldeyer

constatirt wurde. Sie führten länger als eine Stunde lebhafte pendelnde Bewegungen aus und eines derselben bewegte sich auch langsam im Raume voran. Ausserdem wurde schon beim ersten Ansehen des Eies ein merkwürdiger kernähnlicher Körper (S) bemerkt. Er war oval, ganz hell und homogen und erinnerte lebhaft an den stark gequollenen Kopf eines Spermatozoon. Während der Untersuchung schien er sich noch etwas zu vergrössern. Um 10 h. 10 M. kam noch ein zweiter Kern (e) in demselben Eie in Sicht. Vorher war er sicher nicht zu constatiren gewesen. Er konnte entweder sich eben gebildet haben, oder er rückte activ ins Beobachtungsfeld aus den tieferen Theilen des Präparates ein. Letzteres scheint mir das wahrscheinlichste, da er auch während der weiteren Beobachtung und der Zeichnung des Präparates sich dem ersten Kerne näherte. Das hat auch der Zeichner, Hr. Wittmaack, bemerkt, der der Angelegenheit völlig unbefangen gegenüberstand. Der zweite Kern war rundlicher als der erste und ausserdem etwas grösser. Er erschien feinkörnig und enthielt ein Paar vocuolenartige Gebilde. — Das zweite Ei (Fig. 4) hat dieselbe Beschaffenheit des Dotters. Zwei dicht nebeneinander liegende Kerne waren in ihm leicht erkennbar. Einer derselben war etwas kleiner und heller als der andere. Während der Beobachtung, besonders bei der Zeichnung, wurde bemerkt, dass beide Kerne immer, aber sehr langsam, ihre Contouren veränderten.

Das dritte Ei stellte ein Zwischenstadium der beiden soeben beschriebenen dar. Ein Kern war länglich, fast spindelförmig wie (s) in dem ersten Eie, nur waren beide Kerne nicht so weit von einander entfernt und berührten sich beinahe ähnlich wie im zweiten Eie. Die andere Tube wurde nicht untersucht.

Bevor ich die in dieser Beobachtung bemerkten Erscheinungen zu erklären versuche, halte ich es für besser noch eine andere derartige Beobachtung mitzutheilen.

Beobachtung 7. Ein innerhalb der letzten 24 Tage nicht begattetes Kaninchen. Erste Begattung am 11. IV. um 6 h. 55 M. Abends. Am 12. IV. um 8 h. 45 M. Morgens in der Narcose der Bauchschnitt ausgeführt. Um 9 h. 5 M. d. h. 14 St. 10 M. nach der ersten Copulation wird das erste in der Mitte der Tube, etwas näher zur Fimbrie gefundene Ei unter das Mikroskop gebracht. Die Dotterkügelchen waren unregelmässig im ganzen Dotter zerstreut, an der Zone wurde noch ein Rest des Eiepithels gesehen. Der Dotter (Holzschn. V, A) ist besonders am Eipole contrahirt und im perivitellinen Raume sind zwei Richtungskörperchen erkennbar. Mehrere unbewegliche Spermatozoen befinden sich ausserhalb und innerhalb der Zona. Im Dotter zeigt sich ein körniger Kern (e) und nebenbei ein Körper, der nach seinen Contouren an einen gequollenen Spermatozoenkopf mit einem Theile des nach der Peripherie gerichteten Schwanzes (s) erinnert. Das Ei wurde in einer feuchten Kammer bei 37,5° aufbewahrt. Um 12 h. sah das Präparat schon anders aus (Holzschnitt V, B). An der Stelle eines Kernes waren zwei nebeneinander gelegene sichtbar und keine Spur des spermatozoenähnlichen Gebildes s (in A) war mehr erkennbar.

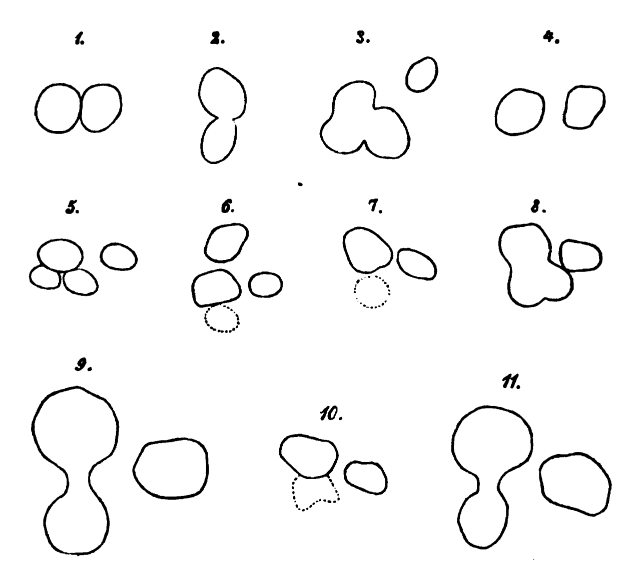


Erklärung zu Holzschnitt V.

Kaninchenei 14 Stunden nach der Copulation. A gezeichnet um 9 h. 20 M.; B dasselbe Ei gezeichnet um 12 h. 5 M. s Spermakern, e Eikern.

Das zweite Ei (Fig. 5) wurde eine Stunde später, also ungefähr 15 St. nach der ersten Copulation, an der entsprechenden Stelle der anderen Tube gefunden. Auf dem entsprechenden Ovarium sieht man ein frisches Corpus luteum und 3 prall gespannte Follikel, von denen einer etwas später, während das Ovarium sich in der erwähnten feuchten Kammer befand, platzte. Auf der Zona sind einige Zellen der Corona noch sichtbar. Dottercontraction viel bedeutender als in dem ersten Eie. Zwei Richtungskörperchen leicht zu erkennen. Die Substanz des Dotters ist, wie im vorigen Falle, in die drei Schichten getheilt und zeigt eine deutliche radiäre Vertheilung der Protoplasmakörnchen. Die Strahlen gehen vom Centrum des Eies aus, wo schon bei dem ersten Blicke ins Mikroscop ein kernartiges Gebilde bemerkt wurde. Bei weiterer sorgfältiger Beobachtung war es unschwer zu entscheiden, dass dieses Gebilde deutliche und rasche amöboide Bewegungen ausführte. Der Holzschnitt VI gibt eine Vorstellung der verschiedenen Formen, welche das Gebilde während der Beobachtung annahm. Die Veränderungen der Form waren so bedeutend und schnell, dass ich kaum die Zeit hatte, ihre Contouren in einfachen Umrissen mittelst der Camera clara zu zeichnen. (Die Erscheinung wurde einem meiner Collaboranten, Herrn Dr. Uskoff, demonstrirt.) Nach einer Viertelstunde wurden die Bewegungen langsamer, doch dauerten sie sicher mehr als 2 Stunden fort. Im Anfange der Beobachtung war es schwer zu bestimmen, ob es sich hier um einen oder mehrere sich amöboid bewegende Kerne handelte. Manchmal schien es, als ob nur ein sich in verschiedenen Richtungen theilender Kern existirte (1, 2). Später wurde nebenbei noch ein zweiter kleinerer Kern bemerkt (3 und folg.). Weiter konnte man bei einer gegebenen Einstellung des Tubus an der Stelle des grösseren Kerns zwei bis drei kleinere verschieden gelegene einzelne Theile, welche theilweise unklar contourirt waren (auf dem Holzschnitte punctirt), erkennen. Diese Bilder weisen, wie mir scheint, auf die Existenz mehrerer grösserer Lappen, die nur durch schmale Brücken mit einander verbunden waren, hin. Am

Ende der Beobachtung, wo die Bewegungen viel langsamer wurden, sah man am häufigsten (8, 9, 11) ein Bild von zwei ungleich grossen Kernen, von denen der grössere eine Vertiefung in der Mitte besass, welche der Form und Lage nach dem kleineren Kerne entsprach. Der grössere Kern schien gleichsam den kleineren umarmen zu wollen. Diese letzte Form wurde auch nach dem Fixiren des Eies mit Osmium erhalten (cf. Fig. 5).



Erklärung zu Holzschnitt VI.

Conjugation der Pronuclei im Tubareie von einem Kaninchen 15 Stunden nach der Begattung (cf. Fig. 5 Taf. IX). Verschiedene successive Phasen der amöboiden Formveränderung. Heizbarer Tisch von Max Schultze. Camera lucida von Milne-Edwards, modificirt von Malassez. — Schiefe Ebene. Hartnack Syst. 3./VII.. nur 9 und 11. — 3./X. (Wasser-Immersionssystem). 1.—4. — 10 h. 15' — 10 h. 20', 5—10 h. 20', 6—10 h. 30', 7—10 h. 50', 8—11 h. 3', 9—11 h. 25', 10—11 h. 50', 11—3 h.

Wenn wir nun die in den Beobachtungen 6 u. 7 enthaltenen Thatsachen zu interpretiren versuchen, so wird es wohl keinem Zweifel unterliegen, die Kerne (s) und (e) als den Spermakern und den Eikern O. Hertwig's zu deuten. Im Kaninchenei wurden sie schon in der oben citirten vorläufigen Mittheilung Ed. van Beneden's und zwar als peripherischer und centraler Pronucleus beschrieben.

Seit dem Erscheinen der Arbeit von O. Hertwig ist schon von mehreren Seiten bewiesen, dass der Spermakern dieses Autors sich in der That aus dem Spermatozoon bildet (Fol, Selenka, Calberla, Kupffer, Salensky, van Bambeke, Flemming

und And.). In einer neuerdings erschienenen Arbeit über die Befruchtung bei den Fledermäusen bezeichnet auch van Beneden mit Julin seinen peripherischen Pronucleus als „pronucleus mâl“ und den centralen als den „pronucleus femelle“.

Auf Grund nun meiner Beobachtungen (6 und 7) und einiger anderen ähnlichen so wie nach der Analogie mit anderen Thieren halte ich mich für berechtigt das Entstehen des Kernes (s) aus dem Spermatozoon als sicher anzugeben. In der Beobachtung 6 (Fig. 3) entspricht seine Form einem gequollenen Spermatozoenkopfe. In Beobachtung 7 (Holzschnitt 4) handelte es sich um dieselbe Erscheinung und vielleicht war die Imprägnation noch in in einem früheren Stadium, denn das Spermatozoon zeigte auch noch einen Theil seines Schwanzes; ferner hatte der Dotter noch nicht die für die eben befruchteten Eier characteristische Vertheitheilung der Dotterkügelchen in drei Schichten. In beiden Fällen muss der Spermakern mit gleichem Recht für einen sich rasch verändernden Spermatozoenkopf genommen werden, als es in den citirten Arbeiten über niedere Thiere geschieht; dort aber war es in manchen Fällen (Fol, Selenka, Calberla) mittelst directer Beobachtung der Imprägnation bei künstlicher Befruchtung festgestellt. Was den Eikern betrifft, so stimmen die angeführten Beobachtungen mit der oben ausgesprochenen Vermuthung, dass er viel früher, vor der Begattung, vielleicht meist noch im Ovarium, erscheint, vollkommen überein. Nur nach dem mit der Imprägnation gegebenen Anstosse kommt er in eine Bewegung, welche ihn aus dem tieferen Theile des Eies zu dessen Oberfläche dem Spermakern entgegen führt.

Beide Kerne bewegen sich auf einander zu, wie es für das erste Ei der 6. Beobachtung notirt ist, und sie waren in dem dritten Eie derselben Beobachtung schon dicht nebeneinander gelegen, ohne dass der Spermakern seine characteristische ovale Form und homogene glänzende Beschaffenheit verloren hatte. Bei dem zweiten Ei der 6. Beobachtung so wie in dem ersten und zweiten Ei der 7. Beobachtung sieht man beide Kerne sich berühren nnd dabei, wie für zwei Eier notirt ist, in einer lebhaften amöboiden Bewegung begriffen. Diese Bewegung hat wahrscheinlich auch van Beneden gesehen, indem er seinen centralen Pronucleus als „zwei bis drei kleine Partikelchen beschreibt, die sich später zu einem grösseren centralen Körper mit ungleicher Oberfläche verbinden.“

Wahrscheinlich hatte er jedoch nicht einen klaren Fall, wie ich ihn beschrieb, mit so energischen amöboiden Bewegungen vor sich.

Bemerkenswerth ist in meinen Beobachtungen, dass die Conjugation der Kerne nicht im Centrum des Eies stattfindet, sondern in den meisten Fällen excentrisch und manchmal sogar sehr nahe an der Peripherie (drittes Ei der 6. Beobachtung).

Die strahlige Figur habe ich niemals sicher um den sich bebewegenden Spermakern gesehen; dagegen war dieselbe ohne Zweifel im Ei Figur 5 um die sich conjugirenden Kerne bemerkbar und zwar wurden die Strahlen im ganzen Dotter zerstreut gesehen, wie es auch bei niederen Thieren in diesem Falle beschrieben ist.

Weil und Hensen haben unzweifelhafte Spermatozoen im Innern des Dotters, theils unverändert, ja sogar beweglich, theils mit aufgeblähtem Kopfe gesehen. In der Beurtheilung dieser Fälle ist nothwendig mit Fol der Umstand in Acht zu nehmen, dass bei den Versuchen mit Säugethiereiern das Ei sehr leicht sogleich absterben kann und zwar früher als die Spermatozoen. Letztere können bei diesen Umständen in das abgestorbene Ei so leicht eindringen und auch dort im Dotter sich so bewegen, wie in jedem andern günstigen Medium. Ich selbst habe mehrere Male, bei den Versuchen mit künstlicher Befruchtung, die zahlreichen Spermatozoen in's Ovarialei noch mit voller Corona ausgestattet, eindringen gesehen und dort sehr lebhafte Bewegungen beobachtet. Doch bin ich nicht im Stande zu beweisen, dass das Ei noch lebendig war.

Beobachtung 8. Kaninchen. Erste Begattung um 5 h. 20 M. Nachmittags; der Bauchschnitt um 9 h. 15 M. am folgenden Morgen gemacht (d. h. nach 16 Stunden) und eine Tube ausgeschnitten. Ungefähr in der Mitte der Tube wurde ein Ei (Fig. 6) gefunden, das vollkommen dem in Fig. 4 gezeichneten gleicht. Nur sieht man hier ausserdem noch ein grosses Richtungskörperchen. An dem mit Osmium behandelten Präparate, von dem die Zeichnung gemacht ist, hat letzteres eine Bisquitform.

Um 11 h. wurde die zweite Tube ausgeschnitten und zwei Eier ungefähr in der Mitte ihrer Länge gefunden (ungefähr nach $17^1/_2$ Stunden). Eins von diesen ist in Fig. 7 dargestellt. Man sieht einen stark contrahirten Dotter, zwei Richtungskörperchen am Eipole in einem seichten Grübchen und einen sehr deutlichen in zwei ungleiche Theile getheilten Kern. Die beiden Theile desselben sind sehr scharf contourirt, feinkörnig, und schliessen jeder eine Anzahl von vacuolenartigen Gebilden ein. Die Grenze zwischen beiden ist scharf und geradlinig.

Hinsichtlich des zweiten Eies dieser Beobachtung bin ich nicht sicher, ob es sich hier um eine Conjugation des Sperma-

kernes mit dem Eikerne handelte, oder ob man hier schon die erste Segmentirung vor sich hat. Die scharfe Contourirung beider Kerne und ihre ähnliche Beschaffenheit spricht für die zweite Vermuthung, welcher aber die Richtung der Theilungsaxe im Vergleiche mit der Lage der Richtungskörperchen entgegensteht. Auch eine dritte Vermuthung ist nicht unmöglich, nämlich dass das ganze Gebilde nur der Eikern ist, während der Spermakern unsichtbar wäre[1]).

Auch beim Meerschweinchen habe ich dreimal Beobachtungen über die Pronuclei gemacht und ich glaube, dass wegen des vollkommenen Mangels derartiger Beobachtungen in der Literatur alle diese drei Beobachtungen, welche die aufeinanderfolgenden Phasen des Befruchtungsprocesses darstellen, hier möglichst genau anzuführen sind.

Beobachtung 9. Ein Meerschweinchen liess sich nach 98 Tagen der Beobachtung am 25. VI. um $6^1/_2$ h. Abends begatten. Am 26. VI. um $3^3/_4$ h. Morgens, d. h. $13^1/_4$ Stunden nach der ersten Copulation wurde das Thier getödtet. Auf dem rechten Ovarium bemerkt man 3 frische gelbe Körper; am linken Ovarium wurden weder grosse Follikel, noch frische Corpora lutea gefunden. Alle drei ausgetretenen Eier wurden ungefähr in der Mitte der rechten Tube angetroffen. Alle zeigten noch die Reste der Corona, ferner einen contrahirten Dotter, dessen centraler Theil etwas dunkler als der peripherische aussah. Grössere und dunklere Dotterkügelchen wurden ausserdem auch im ganzen Dotter zerstreut wahrgenommen. Zwei von diesen Eiern hatten je ein grosses Richtungskörperchen, in einem Falle von rundlicher, in dem anderen von unregelmässiger Form. Im dritten Eie mit weniger contrahirtem Dotter schien das Keimbläschen dicht der Zone anzuliegen. Es muss noch erwähnt werden, dass auf dem Dotter eines der drei Eier die Bildung eines hügelartigen Fortsatzes (s. oben) beobachtet wurde. Neben dem anderen Eie wurden 3 Spermatozoen bemerkt, welche mit ihren Köpfen die Zone berührten. Zwei Tage später wurden die mit 1° Osmiumsäure fixirten und dann mit Müller'schen Flüssigkeit behandelten Eier in Glycerin übertragen, und jetzt wurde bei der Untersuchung eines Eies ein höchst interessanter Befund gemacht. Das Ei (Fig. 8) hatte auch jetzt noch die im frischen Zustande beobachteten Haupteigenschaften: Rest der Corona, contrahirter Dotter und ein grosses Richtungskörperchen. Die Dotterkügelchen sind jedoch etwas mit Osmium überfärbt und ihre characteristische Vertheilung ist nicht mehr genau erkennbar. An einer Stelle des Dotters, unweit

1) Ein identisches Bild bei Nephelis beschreibt O. Hertwig (Morphol. Jahrb. B. III. Taf. 3 Fig. 5 als ein „Zusammentreten" des Spermakerns mit dem Eikerne. Cf. auch Pl. XXII Fig. 5 der van Beneden's und Julin's Arbeit.

der Oberfläche, und fast parallel derselben bemerkt man eine prachtvolle „Spindel". Die Fädchen gehen aus zwei rundlichen Kernen, die an beiden Enden der Spindel gelegen sind, hervor. Der eine (untere) Kern scheint etwas grösser zu sein und ist deutlicher als der obere erkennbar, so dass die Längsaxe der Spindel etwas schief zur Ebene des Gesichtsfeldes, d. h. mit dem unteren Ende näher zum Beobachter als mit dem oberen zu liegen scheint. Die meisten Fädchen scheinen gegen die Mitte der Spindel hin unterbrochen zu sein, doch gehen einige, wie ich ganz genau beobachtet habe, direct von einer in die andere Hälfte der Spindel über. In der Nähe des Eies sind einige Spermatozoen zwischen den Zellen der Corona bemerkbar. Eines von ihnen, das mit verändertem Kopfe versehen ist, ist auf der Zeichnung dargestellt (sp).

Die folgenden Maasse so wie die Zeichnung wurden 7 Tage später, als das Ei gefunden worden war, genommen:

Grösster Durchmesser des Eies (ohne Corona)	0,0891	mm
Kleinster „ „ „ „ „	0,0792	„
Dicke der Zona	0,0066	„
Länge der Spindel	0,0264	„
Breite „ „	0,0115	„
Grösster Durchmesser des Richtungskörperchens	0,0181	„
Kleinster „ „ „	0,0148	„

Die eben beschriebene Spindelfigur habe ich nur einmal beobachtet und wurde sie meines Wissens noch niemals am Säugethierei bis jetzt gesehen. Ueber ihre Deutung im gegebenen Falle kann ich nicht zu einem ganz sicheren Schlusse kommen. Es sind hier zwei Möglichkeiten vorhanden: entweder handelt es sich hier um die Ausstossung eines Richtungskörperchens, nämlich des zweiten (Richtungsspindel von Bütschli) oder haben wir hier den Moment des Zusammentreffens des Spermakernes mit dem Eikern vor uns. Die erste Vermuthung scheint mir aus folgenden Gründen weniger wahrscheinlich zu sein: 1. Die Spindel liegt an dem entgegengesetzten Pole des Eies, dem ersten Richtungskörper gegenüber, während gewöhnlich beide Richtungskörperchen nebeneinander liegen. 2. Die Axe der Spindel liegt nicht vertical, sondern fast parallel der Dotteroberfläche. Nach Fol's Beschreibung kommt dies auch bei der Ausstossung des Richtungskörperchen, aber nur im Anfange der Bildung des ersten Amphiasters „de rebut" vor. Später nimmt die Spindel eine verticale Lage zur Oberfläche an. Die excentrische Lage der Spindel spricht nicht gegen die zweite Vermuthung. Wir haben schon beim Kaninchen gesehen, dass die Conjugation der Kerne oft excentrisch stattfinden kann. Dieselbe

Erscheinung habe ich auch bei Meerschweinchen beobachtet (cf. folgende Beobachtung).

Beobachtung 10. Ein Meerschweinchen liess sich am 19. VI. um 3 h. 15 M. Nachmittags begatten und wurde am 20. VI. um 7 h. 40 M. Morgens getödtet. Ungefähr 3 cm vom Adominalende der Tube entfernt wurde um 8 h., also ungefähr 17 Stunden nach der Copulation, ein Ei gefunden, das in Fig. 9 abgebildet ist. Keine Spur einer Corona war bemerkbar. Der Dotter stark nach der einen Seite des Eies hin contrahirt, die dunkleren und grösseren Dotterkugeln sind ungefähr in der Mitte, aber nicht genau im Centrum des Eies, unregelmässig zusammengehäuft und ausserdem im feinkörnigen Dotterprotoplasma hier und da zerstreut. Im perivitellinen Raume sah man Anfangs 3 Richtungskörperchen, von denen zwei später durch eine dünne Brücke verbunden erschienen. Während der Zeichnung war diese Brücke bedeutend dicker geworden. Beide Richtungskörperchen schienen gleich feinkörnig, mit mehreren etwas grösseren glänzenden vacuolenartigen Gebilden. Eins dieser letzteren wurde viel grösser als die anderen und hatte das Aussehen eines wirklichen Kernes. Nach einer langen und sorgfältigen Beobachtung bemerkte Professor Waldeyer zwei deutliche sich berührende Kerne im Innern des Dotters. Die Kerne waren nur bei einer besonderen Einstellung des Mikroskopes unterscheidbar, so dass die Contouren des Eies selbst dabei undeutlich sichtbar waren [1]). Ueber die weitere Beschaffenheit beider sich copulirenden Kerne ist nichts im Protocolle bemerkt, nur ist gesagt, dass sie von einander mittelst einer sehr scharfen geraden Linie abgegrenzt gewesen seien, und dass während weiterer Beobachtung auf dem heizbaren Objecttisch keine weiteren Veränderungen eingetreten wären. In der Tuba wurden Spermatozoen constatirt.

In der eben angeführten Beobachtung haben wir, wie mir scheint, ein weiteres Stadium derselben Erscheinung wie in Beobachtung 9. Die beiden Kerne sind näher aneinander getreten bis zur Berührung. Das geschah hier gerade an einer ebenso peripherischen Stelle des Dotters wie dort. Von Heraustreten eines Richtungskörperchens kann hier gar keine Rede sein, denn beide sind schon ausgetreten und befinden sich auf einer anderen Seite des Eies. Auch die beginnende Theilung der ersten Segmentations-

1) Diese schwere Erkennbarkeit erklärt vielleicht folgende Worte Bischoff's: „In seinem Inneren (d. h. im Inneren des Dotters im Tubareie beim Meerschweinchen) irgend einen anderen Körper, das Keimbläschen, den Kern desselben, ein neues Bläschen oder Gallertkügelchen zu entdecken gelang mir nicht.“ (Entwickelung des Meerschweinchen S. 18). Reichert sah dagegen einen hellen Kern im Centrum „des Tubareies bei Meerschweinchen“ (l. c. S. 119). Ebenso Hensen.

kugel ist hier unwahrscheinlich, da die Theilungsebene bei allen untersuchten Thieren meines Wissens durch das Centrum des Dotters geht. Diese Beobachtung kann daher als eine Bestätigung der Vermuthung dienen, dass in der Beobachtung 9 die Spindel wirklich beim Zusammentreten der beiden Pronuclei gebildet worden ist. Die folgende Beobachtung weist auf eine weitere Fortsetzung desselben Processes hin.

Beobachtung 11. Ein Meerschweinchen gebar am 1. V. um $9^3/_4$ h. Morgens ein einziges ausgetragenes Junge. Drei Stunden später copulirte es mehrere Male. Am 2. V. um 5 h. Nachmittags wurde es getödtet und in jeder Tube ungefähr in der Mitte je ein Ei rasch gefunden. — Das erste Ei wurde um $5^1/_2$ h. untersucht und gezeichnet, d. h. ungefähr 17 Stunden nach der Copulation (Fig. 10). Der Dotter war stark nach einer Seite des Eies hin contrahirt. Das Centrum schien auf einer begrenzten Stelle viel heller als die Peripherie. Das freie Oberfläche des Dotters liess mehrere kleine Runzelungen erkennen, im perivitellinen Raume zwei Richtungskörperchen. Das grössere war sehr feinkörnig, schloss ein vacuolenartiges Körperchen ein und hatte einen amöboiden Fortsatz, der während der Beobachtung seine Form veränderte. Das kleinere Richtungskörperchen war klar (in der Zeichnung ist es viel dunkler dargestellt, als es während des Lebens war) und zeigte ebenfalls ein vocuolenartiges Gebilde. Im hellen Centrum des Eies sind zwei dicht aneinander liegende Körper deutlich bemerkbar. Einer ist rundlich, der andere nierenförmig. Der rundliche Kern ist mehr körnig und dunkler, als der nierenförmige.

Das zweite Ei hatte ebensolche Beschaffenheit und schloss auch zwei Körper in seinem Centrum ein, über deren weitere Eigenschaften im Protocolle nichts angegeben ist. An dem Richtungskörperchen wurden hier ganz deutliche amöboide Bewegungen bemerkt. Mittelst dieser bewegten sich beide Körperchen auf der Oberfläche des Dotters so, dass sie nach einigen Minuten ganz aus dem Gesichtsfelde verschwunden waren.

Die eben angeführte Beobachtung stimmt vollkommen mit der E. van Beneden'schen Beschreibung der Conjugation der Pronuclei, namentlich mit dem Ende dieses Processes überein. Die Fig. 10 entspricht auch der einzig existirenden Zeichnung, die diesen Process am Säugethiereie zum Object hat, nämlich der Figur 7 Tafel XXII in van Beneden's und Julin's Arbeit über die Fledermäuse. (Cf. auch meine Fig. 5).

Schliesslich habe ich hier noch 2 Eier kurz zu beschreiben, über deren Bedeutung ich bis jetzt nicht genügend klar bin.

Eins von diesen (Figur 11) stammt von dem Kaninchen der 8. Beob-

achtung und zwar wurde es in der zweiten Tube gefunden, also 17 Stunden nach der Copulation. An einer Stelle im Innern des contrahirten Dotters, nahe der Peripherie, sieht man ein Paar deutliche conjugirte Kerne. Am lebenden Objecte waren sie etwas grösser, lagen etwas näher zum Centrum und führten sehr lebhafte amöboide Bewegungen aus. Am entgegengetzten Pole neben den zwei ausgetretenen Richtungskörperchen war sowohl im frischen, als im fixirten Eie noch ein deutlicher grosser Körper, welcher etwas an das Keimbläschen des reifen Eies erinnerte, bemerkbar. Ich vermag nicht zu entscheiden, ob dies ein drittes noch nicht vollkommen ausgetretenes Richtungskörperchen oder ein zweiter Spermakern ist. Im letzteren Falle würde das Ei vielleicht eine abnorme Imprägnation, ähnlich den von Fol an Echinodermen beobachteten darstellen. Zwischen den conjugirten Kernen und der Peripherie des Eies war am lebenden Eie ein heller Zug, ähnlich einer Strasse zu bemerken. Dieses Gebilde, das ich bisher nur einmal beobachtete, erinnerte mich an den Spermagang der Autoren. — Ein anderes Kaninchenei (Fig. 12) hatte in der Substanz des Dotters zwei ungleich grosse rundliche Kerne, von gleicher feinkörnigen Beschaffenheit. Ausserdem schlossen beide Kerne eine Anzahl gröberer Körnchen ein. Beide Kerne näherten sich einander ein wenig während der Beobachtung. Am wahrscheinlichsten handelte es sich auch in diesem Falle um Spermakern (der kleinere) und Eikern (der grössere), die kurz vor der Conjugation zur Beobachtung kamen. Es ist aber bemerkenswerth, dass die Eier bereits im unteren Drittel der Tube angelangt waren, so dass auch die Möglichkeit einer beginnenden Furchung nicht ganz ausgeschlossen werden kann. Seit der Copulation waren nur $15^1/_2$ Stunden verflossen.

Schlussfolgerungen über Befruchtungsvorgänge.

Nach meinen Beobachtungen glaube ich folgenden normalen Gang der Imprägnation bei meinen Versuchsthieren annehmen zu sollen.

1. Durch das erste Drittel der Tube geht das reife Ei unverändert hindurch.

2. Die Imprägnation vollzieht sich ungefähr in der Mitte der Tube.

3. Die Zellen der Corona sind dabei theilweise schon abgelöst.

4. Mehrere Spermatozoen, bei Kaninchen bis etwa 100, treten mit dem Eie zusammen; mehrere derselben dringen durch die Zona in den perivitellinen Raum hinein.

5. In die Substanz des Dotters dringt wahrscheinlich, wie bei niederen Thieren, nur ein Spermatozoon hinein.

6. Der Schwanz dieses Spermatozoons löst sich rasch auf. Der

Kopf quillt bedeutend und bildet, vielleicht in Verbindung mit benachbarten Theilen des Dotters, den Spermakern.

7. Der Eikern ist schon früher im Ei gebildet, vielleicht meistentheils schon im Ovarium. Nach dem Erscheinen des Spermakernes nähert er sich diesem; auch der Spermakern seinerseits bewegt sich in der Richtung zum Eikern.

8. Das Zusammentreten beider Kerne geschieht gewöhnlich in einem excentrisch gelegenen Theile des Dotters.

9. Bei Meerschweinchen ist dabei eine Spindelfigur erkennbar; dieselbe kommt wahrscheinlich auch bei Kaninchen vor.

10. Die nahe aneinander getretenen Kerne führen lebhafte amöboide Bewegungen aus.

11. Dann bewegen sich die conjugirten noch nicht verschmolzenen Kerne nach dem Centrum des Eies.

12. Im Centrum des Eies dauern die amöboiden Bewegungen der conjugirten Kerne noch fort; endlich nimmt einer der Kerne eine Halbmondform an und „umarmt" den anderen Kern. Der Dotter nimmt dabei ein strahliges Aussehen an.

13. Weiter kann man nur aus der Analogie mit den anderen Thieren vermuthen, dass beide Kerne zusammenfliessen und so den „Furchungskern" bilden.

Erklärung der Abbildungen auf Tafel IX.

Fig. 1. Kaninchen. $10^1/_2$ Stunden nach der Copulation. — Ovarialei. — Umgewandelte Elemente des Discus poligerus. Einzelne in die Länge ausgezogene Zellen stehen miteinander in Verbindung mittelst langer, zum Theil verästelter Fortsätze. Das Präparat mit starker NHO_3 fixirt und mit Grenacher's Carmin gefärbt. — (Hartn. Syst. VII. Oc. 3.)

Fig. 2. Kaninchen. Ovarialei. — Ein unregelmässig geformtes Keimbläschen befindet sich nahe der Peripherie des Dotters und schliesst 2 grosse Keimflecke und mehrere Nebennucleolen ein. — Dotterkern im Centrum. (Hartn. Syst. VII. Oc. 3.)

Fig. 3. Kaninchenei aus der Tube 14 Stunden nach der Begattung. — Spermakern (s) und eben erschienener Eikern (e). — Zwei Richtungskörperchen, contrahirter Dotter an einem Pole. Nur wenige der beobachteten Spermatozoen sind mitgezeichnet. Der Eidotter halb schematisch ausgeführt. Frisch gezeichnet. (Hartn. Syst. VII. Oc. 3.)

Fig. 4. Kaninchen. Tubarei 14 Stunden nach der Copulation. Aus der-

selben Tube wie Fig. 3. Conjugation der Pronuclei. — Amöboide Bewegungen derselben. Frisch gezeichnet, nur der Eidotter später und zwar halb schematisch ausgeführt. Die zahlreichen Spermatozoen sind nicht mitgezeichnet. (Hartn. Syst. VII. Oc. 3.)

Fig. 5. Kaninchen. Ei aus der ersten Hälfte der Tube, nahe der Mitte, 15 Stunden nach der Begattung. — Conjugation der Pronuclei. — Amöboide Bewegungen desselben (cf. Holzschnitt VI). Radiäre Streifung des contrahirten Dotters. Zwei Richtungskörperchen und mehrere Spermatozoen im perivitellinen Raume. Gezeichnet nach einem mit Osmium und Müller'scher Flüssigkeit fixirten Präparate.

Fig. 6. Kaninchenei aus der Mitte der Tube 16 Stunden nach der ersten Begattung. Zwei Pronuclei in Conjugation begriffen. Nach dem mit Osmium behandelten Präparate. (Hartn. Syst. VII. Oc. 3.)

Fig. 7. Kaninchen aus der Mitte der Tube 17 Stunden nach der ersten Begattung.

Fig. 8. Meerschweinchen. Tubarei $13^1/_4$ Stunden nach der Copulation. Bildung der Spindel bei der Annäherung des Spermakerns an den Eikern (?). sp Spermatozoon. — Osmiumsäure und Müller'sche Flüssigkeit. (Hartn. Syst. VIII. Oc. 3.)

Fig. 9. Meerschweinchen. Tubarei 17 Stunden nach der Begattung. Vertheilung des Protoplasmas auf eine medullare und eine corticale Schicht. — Conjugation der Pronuclei. Zwei Richtungskörperchen; eins derselben vielleicht in Theilung begriffen. — Frisch gezeichnet. (Hartn. Syst. VII. Oc. 3.)

Fig. 10. Meerschweinchen. 28—29 Stunden nach der Copulation. Conjugation der Pronuclei. Zwei Richtungskörperchen mit je einer vacuolenartigen Bildung. Das grössere Richtungskörperchen hat einen amöboiden Fortsatz und scheint feinkörnig, während das kleinere klar ist. (In der Lithographie ist es zu stark körnig.) An der Oberfläche des Dotters sieht man zahlreiche kleine lappige Fortsätze. Frisch gezeichnet von Professor Waldeyer, ohne Zusatz. Protoplasma halb schematisch ausgeführt. Winckel. (Syst. VII. Oc. 3.)

Fig. 11. Kaninchen 17 Stunden nach der ersten Begattung. Ei aus der Mitte der Tube.

Fig. 12. Kaninchen $15^1/_2$ Stunden nach der ersten Begattung, Ei, gefunden in dem letzten Drittel der Tube. Oben sieht man undeutlich zwei Richtungskörperchen. — Nach einem frischen Präparate gezeichnet. (Hartn. Syst. VII. Oc. 3.)

(Aus dem anatomischen Institute zu Breslau.)

Ueber die Derivate der embryonalen Schlundbogen und Schlundspalten bei Säugethieren.

Von

Dr. G. Born.

Hierzu Tafel X und XI und 5 Holzschnitte.

In den letzten Jahren sind zwei umfangreiche Arbeiten von Stieda und Wölfler (Litteraturverz. Nr. IV und V) erschienen, die sich beide mit der Entwicklung der Schilddrüse bei Säugethierembryonen beschäftigen. Die Darstellungen, die diese Autoren von der Entwicklung der Drüse geben, differiren aber nicht nur sehr merklich von dem, was bisher über dieses vielbehandelte Thema als feststehend angenommen wurde, sondern widersprechen sich auch in einer Reihe der wesentlichsten Punkte untereinander.

Seit Remak herrscht die Anschauung, dass die Schilddrüse aus einer einfachen, in der Medianebene gelegenen Ausstülpung des Epithels der ventralen Wand der embryonalen Mund-Rachenhöhle in der Höhe der Copula der zweiten Kiemenbogen entstehe und zwar ganz nach dem allgemeinen Schema der Drüsenentwicklung. Nur eine Abweichung von dem regulären Bilde findet dabei statt; die epitheliale Anlage schnürt sich von ihrem Mutterboden ab und verliert so den Zusammenhang mit dem Epithel des Darmkanals, wird zur „Drüse ohne Ausführungsgang". — Die genannten Beobachter statuiren dem gegenüber übereinstimmend eine Entwicklung der Schilddrüse aus paarigen, symmetrischen Anlagen an den Seiten der Schlundwand; über den Ort derselben sind sie aber durchaus nicht einig. Stieda sagt (l. c. p.32): „die Schilddrüse hat ihre erste epitheliale Anlage in einer paarigen Wucherung des Epithels an der Stelle, wo der Rest der epithelialen Auskleidung einer (der letzten oder vorletzten) Kiemenspalte mit dem Rachenepithel zusammenfliesst."

Wölfler leitet die Drüse von dem Epithel der nach seiner Darstellung sehr eigenthümlich gestalteten ersten Kiemenspalte her[1]). Ebenso wie die Angaben über den Ort, differiren die specielleren Beschreibungen und Abbildungen der Anlagen selbst so vollkommen, dass es klar ist, dass die genannten Autoren nicht dieselben Gebilde vor Augen gehabt haben können.

---

1) Hier muss ich gleich eines Irrthums Wölfler's gedenken, der sich durch seine ganze Darstellung hindurchzieht und der die von mir noch späterhin hervorzuhebende Thatsache illustrirt, dass dem Autor die Orientirung an den von ihm gewählten Sagittalschnitten nicht genügend gelungen ist. Die von ihm in Bezug auf ihre complicirte Form gut beschriebene und durch das Schema Fig. h p. 17 anschaulich illustrirte Schlundspalte ist nicht, wie Wölfler meint, die erste, die tubotympanische, sondern die zweite. Die erste Schlundspalte hat niemals die angegebene Form, wohl aber stimmt die nächstfolgende, die zweite, ganz mit W.'s Beschreibung überein.

Es lässt sich die Unrichtigkeit der Bezeichnung Wölfler's auch aus den Figuren des Autors selbst beweisen. Figur 1 auf Tafel I ist ein schematisches Bild zur Darstellung der Topographie der Schilddrüsen-Anlage nach den bisherigen Anschauungen. Zehn Tage alter Kaninchen-Embryo nach Kölliker. Auf diesem Bilde ist die erste Kiemenarterie hinter das Ohrbläschen gezeichnet, demnach wird auch die erste Kiemenspalte hinter demselben gesucht; erste Kiemenarterie und erste Kiemenspalte liegen aber bekanntlich vor dem Labyrinthe, dicht hinter oder auf einem Querschnitte mit demselben folgt dann die zweite Kiemenspalte. Offenbar hat Kölliker's (Nr. 8 p. 253) Fig. 175 dem Schema Wölflers zu Grunde gelegen; dieselbe zeigt aber die Lage der Kiemenspalten ganz richtig! — Auch in einer ganzen Reihe wesentlicher Punkte erscheint die Copie dem Original gegenüber nicht zum Vortheil verändert. Bei Kölliker tritt die Aortenwurzel am hinteren Rande der vereinigten Unterkieferfortsätze an den Mundhöhlenboden und verläuft demselben angeheftet nach hinten; — bei Wölfler tritt dieselbe in den dritten Kiemenbogen ein und zieht von da nach vorn, so dass der erste Aortenbogen als der letzte Zweig erscheint, den dieselbe abgiebt; — das Labyrinthbläschen ist in der Copie viel zu stark dorsalwärts verschoben; — die Zahl der Urwirbel zwischen Labyrinth und oberer Extremität ist um 2 vermehrt; — die ganze Zeichnung endlich ist umgedreht und dadurch erscheint die Herzschlinge nach der falschen Seite ausgebogen. — Abgesehen übrigens von der falschen Eintragung der Aortenbogen in das Schema lässt sich der Irrthum Wölfler's auch aus einer grossen Zahl seiner übrigen Figuren zur Evidenz nachweisen; es fehlen der Schlundspalte, die er als erste bezeichnet, vollkommen die von Anfang an vorhandenen Beziehungen zum Labyrinthbläschen u. s. w.

Der eklatante Widerspruch, in dem sich die beiden genannten neuesten Autoren sowohl untereinander, als auch mit den übereinstimmenden Resultaten der gewichtigsten Autoren auf dem Gebiete der Entwickelungsgeschichte befinden, veranlasste mich das Thema mit möglichst strengen Methoden, wie sie namentlich His immer und immer wieder formulirt und als unerlässlich für derartige Untersuchungen betont hat, von Neuem in Angriff zu nehmen. Da es äusserst schwierig ist, die erste selbstverständliche Bedingung einer erfolgreichen Untersuchung, nämlich die Beschaffung einer continuirlichen Serie von Embryonalstadien, für mehrere Säugethierarten in gleicher Vollkommenheit zu erfüllen, so habe ich mich auf die eine Art beschränkt, von der mir ein genügendes Material zu Gebote stand, das war Sus scropha. Dass die bei dieser Art erhaltenen Resultate auf andere Säugethiere übertragbar sind, ergiebt die Uebereinstimmung einer Reihe von Bildern, die von den Autoren nach andern Arten gezeichnet wurden, mit den mir bekannten Bildern von Embryonen des Schweines.

Die Untersuchung, die zuerst allein auf die Entwicklung der Thyreoidea gerichtet war, erweiterte sich unter der Hand zu einer Bearbeitung der Schicksale der Schlundbogen und Schlundspalten, sowie der Entwicklung der Gebilde, die zu denselben in Beziehung stehen; es sind dies namentlich Zunge und Thymus. In einem Puncte muss ich die Erwartungen, die der Titel dieser Arbeit erwecken könnte, beschränken: die Umbildung des Unterkieferbogens, sowie der ersten Kiemenspalte, der tubo-tympanischen, habe ich, da dieselben genügend bekannt sind, nicht weiter verfolgt. Dem Ausgangspuncte gemäss haben die epithelialen Gebilde vorzüglich die Aufmerksamkeit festgehalten; Gefässe, Knorpel u. s. w. sind nur so weit beschrieben, als es unbedingt nöthig war. — Es wurden möglichst vollkommene Querschnittserien von bekannter, gleichmässiger Dicke von den Objecten hergestellt und dann mit Hilfe einer vorher von dem Embryo in bestimmter Vergrösserung genommenen Umrisszeichnung eine plastische Reconstruction der interessirenden Theile ausgeführt. In welcher Weise ich diese Reconstructionen seit Jahren übe, ist in meiner Arbeit „Ueber die Nasenhöhlen und den Thränennasengang der Amphibien" (Morpholog. Jahrbuch II p. 579) nachzulesen; über die weitere Ausbildung dieser Methode hoffe ich demnächst in einem besonderen kleinen Aufsatze zu berichten. Uebrigens habe ich auch die von His empfohlenen

Flächenconstructionen u. s. f. nicht vernachlässigt. Die Schnittrichtung wurde fast ausschliesslich senkrecht auf die Profilcontur zwischen Scheitel- und Nackenbeuge gewählt; es entspricht dies ungefähr der von Stieda benutzten Schnittrichtung. Die Schnittdicke betrug $^1/_{80}$ oder $^1/_{40}$ mm, für einzelne specielle Zwecke bin ich auf $^1/_{50}$ oder $^1/_{60}$ mm herabgegangen. Die Embryonen waren in Müller'scher Flüssigkeit oder concentrirter Pikrinsäure erhärtet und dann in 90% Alcohol conservirt, wenige hatten Chromsäure-Behandlung erfahren.

Zum Färben der ganzen Stücke diente mit Vortheil eine mit Alaun gekochte Cochenillelösung, die aber frisch sein muss, wenn sie gut durchfärben soll, oder die von Ehrlich angegebene saure Hämatoxylinlösung, die ich bei Herrn Professor Heidenhain kennen gelernt hatte.

Als Maasse habe ich die von His (Nr. 1 p. 12 und ganz neuerdings Nr. 2 p. 5) eingeführten benutzt.

Bei jüngeren Embryonen mit starken Krümmungen am Kopf- und Steissende misst dieser Autor die Länge vom Nackenhöcker bis zu dem am meisten vorspringenden Theile der Steisskrümmung und bezeichnet dieses Maass als Nackenlinie. Die His'sche Bezeichnung hat den Mangel, dass dieselbe nur einen Endpunct der Maasslinie angibt; der andere Endpunct ist sehr variabel, bei Embryo α (Nr. I Taf. 8α3) trifft derselbe den ersten, bei Embryo A Taf. 1 den letzten Lendenwirbel; es bleibt also nichts übrig, als die von His gewählte Bezeichnung zu acceptiren; der Kürze wegen setzte ich dafür N. L. Da meine Arbeit allmählich zu älteren Embryonen ansteigt, bei denen die Nackenbeuge sich ausgleicht, muss später an Stelle der Nackenlinie die grösste Gerade, die zwischen den Endpuncten des natürlich zusammengekrümmten Embryos zu ziehen ist, genommen werden; ich bezeichne dieselbe nach ihren Endpuncten als Steiss-Scheitellinie S. S. — Bei den Uebergangsstadien sind beide Maasse angegeben.

Die gewöhnlichen, zur Orientirung gewählten Bezeichnungen: „vorn, hinten, oben, unten" führen bei unsern Objecten leicht zu Missverständnissen, da selbst, wenn man die Säugethier-Embryonen in die aufrechte Stellung des Menschen bringt, so dass die Bauchfläche zur vordern wird, die starken Krümmungen am Kopf- und Steissende, die ausserdem während der Entwicklung wechseln, Schwierigkeiten für die Bezeichnung machen. Lässt man die ventrale Rumpffläche nach vorn sehen, so sind in gewissen Stadien ihre Fortsetzungen am Kopf- und Steissende nach oben und unten, ja schliesslich sogar nach hinten gerichtet; in andern Stadien dagegen wieder nach vorn und dergl. mehr. Mir scheint, dass man diesen Schwierigkeiten am besten aus dem Wege geht, wenn man alle Ortsbezeichnungen auf die jeweilige gekrümmte Körperaxe, die ja durch die Basis des Schädels und die Wirbel-

säule resp. Chorda annähernd gegeben ist, bezieht, und dabei immer das Stück der Axe berücksichtigt, auf dessen Querschnitt die fraglichen Theile gelegen sind.

Medial und lateral sind nicht misszuverstehen. Die auf diese und zur Axe senkrechten Richtungen können an jeder Stelle und an jedem Embryo als dorsal uud ventral bezeichnet werden, man muss nur berücksichtigen, dass der Ausdruck: „ein Theil liegt dorsal zu einem andern" immer nur in Bezug auf das zu diesem Theil gehörige Axenstück gemeint ist.

Die Richtung nach dem einen Ende der Axe selbst heisst oralwärts, nach dem andern aboralwärts: — der Kürze wegen habe ich dafür meist den Ausdruck vorn und hinten (resp. vorwärts und rückwärts) gebraucht.

Voraussetzung für diese Bezeichnungsweise ist natürlich die Kenntniss der jedesmaligen Axenkrümmung; ich sehe aber nicht ein, wie man ohne diese überhaupt durchkommen kann. Schwierigkeiten entstehen nur an solchen Stellen, wo die Körperaxe eine sehr plötzliche Richtungsänderung durchmacht, doch scheinen mir dieselben noch erheblich geringer, als diejenigen, die dadurch hervorgerufen werden, dass man sich, wie es häufig geschieht, die Embryonen gestreckt denkt, und dann die beim Erwachsenen gebräuchlichen Bezeichnungen verwendet.

Es sind zu unterscheiden: äussere und innere Kiemenfurchen, in diesen die äusseren und inneren Oeffnungen der Kiemen- oder Schlundspalten, wobei ich bemerken muss, dass ich an Stelle der sogenannten äussern Oeffnung der Schlundspalten, wie schon His (Nr. 3 p. 319—321) jüngst sehr richtig hervorgehoben hat, keinen wirklichen Durchbruch finden konnte, sondern nur eine Verschmelzung des Schlundspaltenepithels mit dem Epithel der äussern Kiemenfurche; doch werde ich im Text der Kürze wegen auch von äusseren Schlundspaltenöffnungen reden. Der zwischen den beiden Oeffnungen gelegene, oft recht complicirte Raum stellt die eigentliche Kiementasche oder Spalte dar.

Ein ziemlich vollkommenes Litteraturverzeichniss hat Wölfler (Nr. 5 p. 52—50) gegeben. Kurze historische Uebersichten der wesentlichsten Anschauungen über unser Thema findet man in den Einleitungen beider oben genannten Arbeiten; ich lasse daher zuerst meine eigenen Untersuchungen in Zusammenhang folgen und werde an diese nachher eine Vergleichung mit den Angaben Wölfler's, Stieda's und denen anderer Autoren anschliessen.

Embryonen von 7 mm N. L.

Der allgemeinen Entwickelungshöhe nach erreichten die Schweinsembryonen dieser Grösse, die alle einer Tracht entstammten, beinahe die menschlichen Embryonen, die His in Nr. I mit A und B bezeichnet hat. Die vordere

Extremität bildet, wie bei B Fig. 1 Taf. I, eine gegen die Mitte der Basis verdickte, gegen die Ränder zugeschärfte, dreieckige Platte, deren breiter, festsitzender Rand noch kaum merklich eingeschnürt ist. Die hintere Extremität ist relativ weiter in der Ausbildung zurückgeblieben, als bei dem menschlichen Embryo. Auffällig ist die ungemein grosse Ausdehnung des Wolff'schen Körpers im dorso-ventralen Durchmesser und die relativ kleine Leber. — Die Ausbildung der Kiemenbogen und Kiemenspalten steht in der Mitte zwischen der Ausbildungsstufe derselben bei den menschlichen Embryonen (B und α von His); der vierte Kiemenbogen ist noch sichtbar, freilich nicht mehr so vollkommen, wie bei α.

Wie Fig. 1 zeigt, springt bei Embryonen dieser Grösse das ganze Schlundbogengebiet gegen die dorsalwärts angrenzende Stammzone etwas wulstig vor, so dass das dorsale Ende, die Wurzel, jedes Kiemenbogens als eine deutliche Erhebung ansetzt. Rückwärts vom vierten Kiemenbogen setzt sich diese Erhebung durch zwei schwache Rinnen ventralwärts gegen das Herz, dorsalwärts gegen die Stammplatten begrenzt, fort und erreicht etwas abgeschwächt die Anlage der vordern Extremität (vergl. dazu bei His Nr. 3 p. 318 unten). Man zählt 4 Kiemenbogen und zwischen diesen 3 äussere Kiemenfurchen; der Rest der vierten ist in der Furche zwischen dem kleinen wulstigen vierten Kiemenbogen und der Herzerhebung enthalten. Die Kiemenbogen convergiren ventralwärts, sie werden ihrer Ordnungszahl nach kürzer und stehen weiter von der dorsalen Profilkante ab. War der Kopf des Embryos vor der Härtung ein wenig dorsalwärts aufgebogen, so bemerkt man, dass die ersten Kiemenbogen (Unterkieferbogen) einander in der Mittellinie erreichen, ebenso die vordern Ränder der zweiten; die zwischen ihnen gelegene erste Kiemenfurche schneidet aber nicht bis zur ventralen Mittellinie ein. Daraus folgt, dass in der Mittellinie erster und zweiter Kiemenbogen in einer Fläche zusammenhängen. Freilich beginnt gleich unter dem vordern Rande des zweiten Kiemenbogens der Herzansatz und zerlegt diese Fläche in zwei äusserst schmale Substanzstreifen, welche den Herzansatz divergirend umgeben und ventralwärts von den vordern Enden der Kiemenfurchen die Kiemenbogen miteinander verbinden. Bei normaler Kopfbeuge sieht man davon nichts; die Kiemenfurchen verschwinden dann in der Längsfurche, die zwischen der Herzerhebung und dem Schlundbogengebiete eingegraben erscheint.

Die erste äussere Kiemenfurche ist ungefähr 0,8 mm lang, ihre Verlängerung bis zur Rückenkante würde ungefähr ebensoviel messen

und dieselbe in spitzem Winkel schneiden. Der angrenzende Rand des ersten Kiemenbogens ist in der Mitte etwas eingebogen, so dass zwei flache Randwülste entstehen. Der zweite Kiemenbogen ist am dorsalen Ende ungefähr 0,7, am ventralen (soweit dasselbe in der Profilansicht sichtbar ist) 0,4 mm breit; am vordern Rande springt er wie Fig. 1 zeigt, mit drei schwachen Erhebungen in die erste Kiemenfurche ein; der hintere Rand ist ziemlich grade. Der dritte Bogen ist an seinem dorsalen Ende ungefähr 0,35, am ventralen 0,2 mm breit, also in demselben Sinne, aber nicht so stark keilförmig, wie der zweite, während der erste im umgekehrten Sinne keilförmig erscheint. Die dritte Kiemenfurche ist ungefähr 0,3 mm lang und nach hinten ein wenig convex ausgebogen. Der vierte Kiemenbogen ist als ein kleines, dreieckiges, wulstiges Feld zu sehen, das unter das Flächenniveau der Umgebung eingegraben ist. Die dorsale Begrenzung derselben ist ein scharfer Umschlagsrand, mit dem sich die Wolff'sche Leiste zu demselben absenkt. Dieser Umschlagsrand trifft auf die dritte Kiemenfurche etwas dorsalwärts von der Höhe ihrer Convexität. In Figur 1 fällt der Rest der vierten Kiemenfurche mit der Grenzfurche der Herzerhebung beinahe zusammen; — ist der Kopf aufgebogen, so sieht man deutlicher, dass der schmale ventrale Verbindungsstreifen der Kiemenbogen auch am ventralen Ende der vierten Kiemenfurche vorbei zur Wolff'schen Leiste zieht.

Die Mund-Rachenhöhle von Embryonen dieser Grösse ist ein in dorso-ventraler Richtung stark abgeplatteter Spalt, der sich aboralwärts in querem Durchmesser allmählich verengt. Die Axe derselben ist der doppelten Beugung des embryonalen Kopfes entsprechend zweimal geknickt. Diese Knickungen sind an der längeren dorsalen Wand (der Decke) eine hintere, an der Stelle der äussern Nackenbeuge, — der Knickungswinkel beträgt etwas über einen Rechten; im Anfang des hintern (Rumpf-) Schenkels desselben findet die Theilung der Rachenhöhle in Oesophagus und Kehlkopf statt — und eine vordere, an der Stelle der äussern Scheitelbeuge; — diese letztere heisst die Sattelbeuge, der Sattelwinkel ist ebenfalls ungefähr ein Rechter. Der Boden, die ventrale Wand des Mund-Rachenhöhlenspaltes, ist kürzer als die Decke. Derselbe zeigt eine der hintern Kopfbeuge entsprechende Knickung. Ueber den Scheitel des Sattelwinkels nach vorn reichen aber jetzt nur die Unterkieferbogen hinaus; nur diese liegen dem vordern Sckenkel des Sattelwinkels der

Decke, dem Anfang des Sphenoethmoidaltheils des Schädelgrundes gegenüber. Ueber die Veränderungen dieses Verhältnisses werde ich unten im Zusammenhange berichten. Die Länge der Rachenspalte bis zum Kehlkopfe, der als seichter medianer Einschnitt am Boden beginnt, beträgt ca. 1 mm. Entfernt man an einem Embryo dieser Grösse vorsichtig die Decke der Mundrachenhöhle, so gibt der uns hier interessirende Boden folgendes Bild, das ich mir in feineren Verhältnissen noch nach dem Modell ergänzt habe. Die etwas nach vorn convergirenden, plump spindelförmigen Unterkieferfortsätze sind an ihrem Vorderrande in der Mittellinie durch einen tiefen Einschnitt getrennt, der sich auch zwischen den wenig convexen Mundflächen derselben, die dem vordern Schenkel des Sattelwinkels, dem Anfang des Sphenoethmoidaltheiles des Schädels, gegenüber liegen, fortsetzt. Der hintere Abfall dieser Flächen der Unterkieferfortsätze grenzt aber noch an den hintern Schenkel des Sattelwinkels der Decke, so dass die stumpfen Kanten, die in den Sattelwinkel der Decke selbst eingreifen, noch auf die Unterkieferbogen fallen. In der Mitte setzt sich der obenerwähnte Einschnitt bis zur hintern Grenze des Unterkieferbogens und etwas darüber hinaus fort. Die nächstfolgenden, leistenförmtgen Erhebungen beginnen jederseits am Aussenrande des Bodens dicht hinter den Unterkieferbogenfortsätzen, folgen aber nicht dem Verlaufe der letzteren, sondern convergiren nach rückwärts; es sind ziemlich steil stufenförmig erhobene Leisten, die gegen die Mittellinie zugleich etwas aufsteigen. Ein Blick auf das Modell lehrt, dass dieselben in den ventralen Verlängerungen der zweiten Kiemenbogen liegen. Zwischen ihnen und den etwas nach vorn convergirenden Unterkieferfortsätzen bleibt am Boden der Mundhöhle ein dreieckiges oder durch einen schwachen Winkel am Vorderrande viereckiges Feld, eine Art „Schaltstück“, das vorn durch zwei schwache, hinten durch zwei schärfere Furchen abgesetzt ist. Obgleich in Bezug auf die Einzelheiten und in den Dimensionen schon verändert, kann Fig. 6 als Illustration des Gesagten dienen. In der Mitte schneidet, wie schon angedeutet, in dieses Schaltstück die mediane Trennungsfurche der Unterkieferbogenfortsätze noch etwas ein, hinten erhebt sich dasselbe etwa bis zur Höhe der Vereinigungsstelle der zweiten Kiemenbogen. Von dieser Vereinigungsstelle aus verläuft in der Mittellinie des Bodens der Mundhöhle eine ziemlich schmale und scharfe Leiste (mL. Fig. 6) nach hinten, die ein

wenig dorsalwärts convex aufgebogen ist. In die hintere Kopfbeuge der Mundhöhlendecke springt das Ende dieser Leiste knopfförmig ein; bald unter der Spitze des Knopfes, an dem Abhange, der dem hintern Schenkel der Kopfbeuge gegenüberliegt, beginnt der schlitzförmige Eingang in den Kehlkopf, so dass die Falten, die denselben seitlich begrenzen, zusammen die Fortsetzung des medialen Kammes bilden (vergl. Fig. 6 A l). An den Seitenrand des letzteren setzen sich von vorn nach hinten aufeinander folgend zuerst die zweiten Kiemenbogen, dann weniger stark nach hinten convergirend die kürzeren dritten, und zuletzt die noch kürzeren, vollkommen queren vierten an. Doch sind letztere nur schwer sichtbar zu machen, weil dieselben in den hintern Schenkel der hintern Kopfbeuge fallen; der Knickungswinkel des Bodens der Mundrachenhöhle liegt am Hinterrande der dritten Kiemenbogen. Der Ansatz der vierten Kiemenbogen findet also an dem hintern Abhange des oben beschriebenen medianen Knopfes statt, dicht vor und neben dem Beginn des Kehlkopfschlitzes. Zwischen den zweiten, dritten und vierten Kiemenbogenwülsten verlaufen in entsprechender Richtung jederseits zwei tiefe Furchen bis an den medianen Kamm heran; es sind dies die zweiten und dritten inneren Kiemenfurchen. Die letzteren fallen in den hintern Schenkel der hintern Kopfbeuge. Der hintere Rand derselben ist noch deutlich wulstig erhoben; dieser kurze Querwulst ist eben der vierte Kiemenbogen; eine hintere Begrenzung desselben konnte ich an dem sehr kleinen und engen Schlunde des Präparates selbst nicht mehr wahrnehmen, sehr wohl aber an dem Modell; ich komme darauf unten zurück. Ueber die in den innern Schlundfurchen gelegenen innern Kiemenöffnungen gibt nur das Modell sichern Aufschluss.

Ueber die Gefässverhältnisse ergiebt sich nach dem Modell und den Schnitten folgendes Bild, das mit dem von His für seinen Embryo B in B_1 Taf. VII (Nr. I) construirten in den wesentlichsten Puncten übereinstimmt. Der Truncus arteriosus erreicht die ventrale Wand der Rachenhöhle am Vorderrande der zweiten Kiemenbogen und verläuft derselben angeheftet und etwas zur Oberfläche des Schlundbodens aufsteigend rückwärts bis vor den Grund der Kehlkopfspalte, wo aus dem abgerundeten Ende des Gefässes zwei kleine divergirende Aeste hervorgehen, die den Anfang der Trachea umfassen und nach den Rückenaorten hinstreben, ohne dieselben zu erreichen; es sind dies die Anlagen der fünften Aortenbogen.

Etwa in einer Querlinie mit dem hintern Rande der dritten Kiemenbogen steigt aus dem Truncus arteriosus ein kurzer Ast, dessen Durchmesser dem Stamme kaum etwas nachgibt, senkrecht gegen die Schleimhautoberfläche auf; es ist dies der gemeinsame Abgang des 2., 3., 4. Aortenbogens. Derselbe theilt sich sogleich in zwei seitlich und etwas nach vorn divergirende starke Aeste, die im dritten Kiemenbogen gelegen um den Darm herum zur Rückenaorte jeder Seite streben. Ein kurzer Stamm biegt von derselben Theilungsstelle parallel der Schleimhautoberfläche nach vorn um, verläuft also gerade umgekehrt, wie der Truncus arteriosus selbst, und theilt sich, entprechend dem Ansatze des zweiten Kiemenbogens an die mediane Leiste, in zwei quer divergirende Aeste, die aber nicht mehr an den Seitenrand des Schlundes herumreichen; diese Reste der zweiten Aortenbogen entspringen also mit einem gemeinsamen ventralen Stamme. Aus derselben Theilungsstelle wie die dritten und der ventrale Stamm der zweiten entspringen endlich noch zwei starke Aeste, die um das innere Ende der dritten Kiemenspalte im Schlundboden schräg nach aussen und hinten laufen, in die vierten Kiemenbogen eintreten und ohne eigentliche Krümmung die Rückenaorten erreichen, welche selbst dem Schlunde parallel an der hintern Kopfbeuge umbiegen.

Man sieht, wie vollkommen die Uebereinstimmung mit dem oben angezogenen Bilde von His ist.

Das Epithel der Mund-Rachenhöhle ist, wie schon die meisten Autoren hervorgehoben haben, ein niedriges, an vielen Stellen scheint es aus einer einfachen, im frischen Zustande wahrscheinlich mit Cilien versehenen Cylinderzellenlage zu bestehen; beim Uebergang in die Kiementaschen wird das Epithel mehrfach geschichtet. Knorpel ist in unserm Stadium noch nirgends vorhanden, das embryonale Bindegewebe erscheint sehr dichtkernig; um das Centralnervensystem liegen die Kerne lockerer, die Zellen zeigen deutliche Fortsätze und sind der Oberfläche desselben parallel stratificirt. Die Hauptnervenzüge sind in ihrer bekannten typischen Anordnung zu den Kiemenbogen und Kiemenspalten deutlich erkennbar. Ich habe keine Veranlassung auf diese Dinge hier speciell einzugehen.

Aus den Schnitten und dem Modelle ergiebt sich über die speciellen Verhältnisse der Kiemenöffnungen, Kiemenspalten u. s. w. Folgendes. Die Furche zwischen dem Schaltstücke (Kx) und dem

zweiten Kiemenbogen am Boden der Mundhöhle ist blind. Die erste Kiementasche öffnet sich nur in der Seitenwand der Mundhöhle und zwar mit einer langen Spalte über der keilförmigen Wurzel des Oberkieferfortsatzes, der über dem seitlichen Ende des Unterkiefers nach innen vorspringt. Nach hinten reicht die Oeffnung bis an den zweiten Kiemenbogen. Von dieser Oeffnung aus verläuft die Kiementasche im Durchmesser von vorn nach hinten sich allmählich verengend und etwas winklig abgeknickt nach aussen und dorsalwärts.

Sie erreicht mit ihrem erweiterten Ende nur das oberste Ende der ersten äussern Kiemenfurche; nur an dieser Stelle verschmelzen die beiderseitigen Epithellagen.

Die Wurzel des Oberkieferfortsatzes, über welche sich die erste Kiementasche nach aussen erstreckt, nennt Moldenhauer (Nr. 7) beim Hühnchen colliculus palatopharyngeus, die Furche, die denselben vom Unterkiefer trennt, sulcus lingualis, den Anfang der Kiementasche sulcus tubo-tympanicus.

Im Gegensatze zur ersten greifen die beiden nächsten inneren Schlundspalten-Oeffnungen weit auf den Boden der Mundrachenhöhle über. Die zweite stellt einen weiten, nach vorn leicht convexen Spalt dar, der dicht neben dem medialen Längskamme zwischen dem zweiten und dritten Kiemenbogen am Mundhöhlenboden beginnt und von der queren Richtung ein wenig nach hinten abweichend bis in die niedrige Seitenwand der Mundrachenhöhle einschneidet. Diese Oeffnung führt nun in die eigentliche Schlundtasche, einen eigenthümlich gestalteten Raum, von dessen Besonderheiten bisher nur Wölfler eine annähernd richtige Vorstellung gehabt hat, die ihn aber dazu führte, von diesem Raum fälschlich die Thyreoidea abzuleiten. Fig. 4 zeigt diesen Hohlraum nach dem Modell ohne Epithelüberzug, also relativ zu weit. Derselbe erscheint als eine im queren Durchmesser abgeplattete Tasche, die mit einem verticalen Schenkel in der Hinterhälfte des zweiten Kiemenbogens gelegen ist, mit den Flächen (der medialen und der lateralen) der Aussenfläche dieses Bogens parallel gekrümmt, und mit einem andern Schenkel in die horizontale, dem Schlundboden parallele Richtung umbiegt und sich zwischen den Mundhöhlen-Erhebungen des zweiten und dritten Kiemenbogens nach innen erstreckt (zwischen Kb^2 und Kb^3 Fig 4).

Die oben erwähnte Oeffnung dieser Tasche in die Mund-

Rachenhöhle nimmt weder die ganze Länge, noch die ganze Höhe ihrer Innenfläche ein, sondern beschränkt sich auf den vordern, grössern Theil des ventralen Schenkels und dem der Seitenwand des Schlundes entsprechenden Theil des verticalen; über den obern Rand des letzteren ist die Tasche noch blind ausgebaucht (der Richtung des weissen Pfeiles in Fig.4 folgend; vgl. auch o Fig. 10 Taf. XI). Die Berührung mit dem Epithel der zweiten äussern Kiemenfurche findet längs dem Hinterrande des verticalen Schenkels der Tasche in einer Linie statt, deren Länge ziemlich dem äusserlich sichtbaren Theile jener Furche entspricht (zwischen α und β in Fig. 4). Geht man also von der zweiten innern Kiemenöffnung aus ein, so gelangt man direct ventralwärts in einen blinden Raum, von der Oeffnung der Seitenwand aus nach oben ebenfalls in einen blinden Raum und nur von der Seitenwandöffnung aus nach hinten, die Länge der Kiementasche durchmessend, erreicht man die sogenannte äussere Mündung. Nach dem Modell betrug, auf die Originalmaasse reducirt, die Breite der Mundrachenhöhle an der Stelle der zweiten innern Kiemenöffnungen 1,1 mm, davon kamen am Boden auf die mittlere Leiste 0,5 mm, auf die Spalten jederseits 0,3 mm.

Die vordere Anlage der Thyreoidea fällt mit dem Vorderrande der zweiten innern Kiemenöffnungen in eine Querlinie. Man findet dieselbe in der Medianebene gerade am Beginn der medianen Leiste, an die sich der Reihe nach die Kiemenbogen ansetzen. Die Anlage hat durchaus dasselbe Ansehen, wie die jeder andern Drüse (vergl. Fig. 10 m S.). Aus einer kleinen Vertiefung zieht ein Epithelstrang ventralwärts (in der Länge von 0,1 mm), der sich zu einer von hinten her löffelartig ausgehöhlten Epithelmasse verbreitert. — Die ausgehöhlte Mitte derselben ist sehr dünn, so dass es oft den Anschein hat, als theile sich der Epithelstrang in zwei bogenförmig divergirende Aeste. Im Innern der seitlichen Enden waren Lumina erkennbar.

Dicht an die concave Seite der Thyreoidea-Anlage reicht mit dem obern Rande das Ende des ventralen gemeinsamen Stammes der beiden rudimentären zweiten Kiemenarterien (II Fig. 5) heran. Dass diese Anlage wirklich die vordere Anlage der Thyreoidea ist, erhellt natürlich erst aus ihrer unten zu schildernden, weiteren Entwicklung.

Die dritten innern Kiemenöffnungen schneiden wieder von der Seitenwand in den Boden der Mundhöhle bis zu dem medianen

Kamm hin ein, der, wie Fig. 5 zeigt, hier steiler abfällt, als im Bereiche der zweiten Kiemenspalten. Der Hohlraum der dritten Kiementasche hat eine ähnliche Form, wie der der zweiten, indem auch er einen verticalen und einen horizontalen Schenkel zeigt. Seine Längsausdehnung (im Durchmesser von vorn nach hinten) ist bedeutend geringer, so dass die innere Kiemenöffnung beinahe die ganze mediale Wand einnimmt. Nur eine kleine, blinde Ausstülpung ragt über die Oeffnung an der Seitenwand nach oben in die Substanz des dritten Kiemenbogens hinein; diese Ausstülpung ist noch durch eine bei γ Fig. 5 sichtbare Leiste besonders abgesetzt. Der horizontale Schenkel der Kiementasche ist ventralwärts blind geschlossen; die Oeffnung in die äussere Kiemenfurche findet an der Uebergangsstelle der beiden Schenkel (zwischen α und β Fig. 5) statt. Von dem medialen Ende des horizontalen Schenkels zieht eine jetzt noch kurze blinde Tasche ventralwärts und zugleich nach innen und etwas nach vorn (in der Richtung des weissen Pfeils in Fig. 5). Sie geht hinter der Abgangsstelle des dritten und vor der des vierten Aortenbogens aus dem gemeinsamen Stamme des zweiten, dritten und vierten Aortenpaares quer vorbei; ihr blindes Ende reicht bis in die Nähe der Pericardialhöhle. Diese Ausstülpung ist mit geschichtetem Epithel überzogen und zeigt ein deutliches Lumen; es ist dies, wie sich weiterhin ergibt, die epitheliale Anlage der Thymus. — Von einer vierten Kiementasche war bei unserm Schweinsembryo nur ein inneres Rudiment vorhanden, das sich durch Vergleich mit einem ältern Stadium, wo zufällig die Verbindung dieses Rudiments mit einem von der vierten äussern Kiemenfurche eingesenkten Epithelstrange nur eine ganz kleine Strecke weit unterbrochen war, mit grosser Wahrscheinlichkeit als solches diagnosticiren liess. An dem hintern Schenkel des der Nackenbeuge entsprechend geknickten Rachenhöhlenbodens findet man zu Seiten der Längsfalten, die die schlitzförmige Kehlkopfspalte begrenzen, zwei ventralwärts und etwas nach aussen und hinten gerichtete Einsenkungen, die sich wie Drüsenanlagen ausnehmen; ihr blindes Ende liegt jederseits hinter den vierten Aortenbogen. Ein Bild derselben freilich aus weiter vorgeschrittenen Stadien gibt Fig. 12 Taf. XI 1S. — Durch diese Einsenkungen werden die vierten Kiemenbogen an der Schlundoberfläche einigermassen nach hinten begrenzt. Ueber ihre Schicksale und Bedeutung unten ein Weiteres.

Embryonen von 11 mm N. L.

Der Entwicklung der Extremitäten nach etwas älter, wie die menschlichen Embryonen von His A und B (Nr. 1); die Basis der obern Extremität ist nur wenig eingeschnürt; ihre Spitze ist etwas aboralwärts gewendet, so dass ihre Axe nunmehr mit der Rückenkante einen spitzen Winkel bildet. Während im vorigen Stadium die Rückenfläche der obern Extremität fast ohne Absatz in die Oberfläche des Stammtheils überging, hebt sich jetzt die Basis der Extremität wulstartig heraus; es entsteht ein kurzes keilförmiges Stück, das mit seiner Längsaxe senkrecht auf der Fläche des Körpers steht, und in einem rechten Winkel in das Hauptstück umbiegt, dessen Flächen der Körperwand annähernd parallel liegen. Es ist dies die erste Andeutung der Gliederung der Extremität, der rechte Winkel entspricht wahrscheinlich dem Ellenbogen; ein ähnliches Stadium liegt offenbar His Fig. 2 l. c. Taf. I zu Grunde. Die hintere Extremität ist wieder weiter zurück, wie die vordere. Die Nase ist taschenförmig; die Thränenfurche tief u. s. f.

Es sind noch alle Kiemenbogen sichtbar, wie im vorigen Stadium; doch nicht bei allen Exemplaren der Tracht in gleicher Weise. Bei dem abgebildeten Embryo (Fig. 2) ist der dritte stark unter das Flächenniveau der Umgebung eingesunken, beinahe ebenso tief, wie der vierte; er liegt mit diesem zusammen in einer Vertiefung, die von scharf abfallenden Rändern umgeben ist. Namentlich der dorsale Umschlagsrand, der in der Verlängerung des im vorigen Stadium den vierten Kiemenbogen begrenzenden Randes gelegen ist (vergl. Fig. 1 mit Fig. 2), ist scharf. Er grenzt die Gegend des dritten und vierten Kiemenbogens von der jetzt deutlich ausgeprägten Wolff'schen Leiste ab, die von den Wurzeln der ersten beiden Bogen gegen die Extremitäten-Anlage herabzieht. Zugleich bemerkt man, dass der dritte Kiemenbogen in allen Dimensionen, namentlich aber im oral-aboralen Durchmesser (wenn man den Bogen als Längsspange für sich betrachtet „in der Höhe") sowohl relativ, wie absolut kleiner geworden ist. Ebenso hat der vierte Kiemenbogen abgenommen. Hier folgen die ungefähren Maasse in Millimetern:

I. Kiemenbogen	Höhe des dorsalen Endes	0,53
	„ „ ventralen „	0,8
Länge der I. äussern Kiemenfurche		1,1
II. Kiemenbogen	Höhe des dorsalen Endes	1,2
	„ „ ventralen „	0,5
Länge der II. äussern Kiemenfurche		0,66

III. Kiemenbogen {Höhe des dorsalen Endes 0,2
„ „ ventralen „ 0,2 (beinahe)

Länge der III. äussern Kiemenfurche 0,36

Misst man in Fig. 1 und Fig. 2 die Entfernung zwischen der ersten und dritten äussern Kiemenfurche, so findet man, dass dieselbe fast genau die gleiche geblieben ist; die Höhenzunahme des zweiten Kiemenbogens hat zu einer Ueberlagerung des dritten geführt, der seinerseits schon früher den vierten zu überlagern begonnen hat. Der untere Rand des zweiten Kiemenbogens ist nicht mehr grade, sondern springt convex nach hinten vor, dabei hat sich eben der hintere Theil desselben klappenartig über die Aussenfläche des dritten Bogens vorgeschoben und bildet so den Kiemendeckelfortsatz der Autoren. Der erste und ihm folgend der zweite Kiemenbogen sind auch im dorso-ventralen Durchmesser stark gewachsen und haben sich unter dem Schädel nach vorn vorgeschoben. Ihre Aussenfläche erscheint nun bedeutend stärker gewölbt. Die ventrale Randcontur der Kiemenbogen liegt in Fig. 1 vom vierten bis zum vordern Ende des zweiten beinahe in einer Geraden und weicht vom ersten an nur wenig ventralwärts ab. Ihre Verlängerung schneidet ziemlich dicht vor dem Augenhügel durch. Dagegen springt der ventrale Rand der beiden ersten Kiemenbogen über den der beiden letzten in Fig. 2 merklich vor; die Verlängerung der ventralen Randcontur derselben würde weit vor dem Auge vorbeigehen. — Bei andern Exemplaren dieser Tracht waren die Veränderungen am dritten Kiemenbogen viel weniger weit vorgeschritten, er war kaum merklich eingesenkt und hatte sogar an Höhe vielleicht noch eine Spur zugenommen. — Das Wulstrelief am ersten Kiemenbogen ist im vorliegenden Stadium viel ausgeprägter als im vorigen. Eine vierte äussere Kiemenfurche war kaum noch zu erkennen, obgleich die Schnittuntersuchung an der hintern Spitze des kleinen Dreiecks, das in Fig. 2 den vierten Kiemenbogen repräsentirt, eine tiefere Einziehung und einen vom Grunde derselben medialwärts in's Bindegewebe eindringenden Epithelstrang kennen lehrte, der der Ausstülpung lS Fig. 12 der seitlichen Schlundwand sehr nahe kommt und mit derselben wohl einen Rest der vierten Schlundspalte darstellt (siehe unten). Doch war dieses Verhältniss nur an dem einen Exemplar, dem Fig. 2 entnommen ist, einigermassen deutlich. Fig. 6 lehrt, dass das Relief des Mundhöhlenbodens in seinen Hauptzügen noch ebenso

gestaltet ist, wie im vorbeschriebenen Stadium; einzelne Abänderungen der Dimensionsen und einzelne Lageverschiebungen sind nachzutragen. Die oben erwähnte Vorschiebung des Unterkieferfortsatzes unter dem Schädel hinweg nach vorn kommt wesentlich auf Rechnung des Schaltstückes, das sich sowohl vom Unterkieferbogen wie vom zweiten Kiemenbogen am Mundhöhlenboden schärfer absetzt, als bisher. Es betrug nach einer Messung am Präparate selbst, so genau wie eine solche ausführbar war:

im vorigen Stadium die Länge des Schaltstückes 0,4 mm,
„ „ „ „ „ „ med. Kammes 0,48 „
„ jetzigen „ „ „ „ Schaltstückes 0,72 „
„ „ „ „ „ „ med. Kammes 0,6 „

Der mediane Kamm, der zwischen den Ansätzen der Kiemenbogen gelegen ist, hat sich nicht bloss, wie die angeführten Zahlen zeigen, verlängert, sondern auch in seiner Form verändert; hinten erscheint derselbe merklich verbreitert und erhöht, vorn seitlich geht er allmählicher in die stark erhobenen zweiten Kiemenbogen über. Die Furchen zwischen dem zweiten bis vierten Kiemenbogen zeigen sich noch deutlich, erscheinen aber doch seichter wie früher.

Die dritten Aortenbogen sind viel schwächer geworden, namentlich auf der rechten Seite; ganz dünn sind die dorsalen Verbindungen des dritten und vierten, am stärksten erscheint der vierte linke Aortenbogen. Die wichtigste Veränderung jedoch betrifft die Abgangsstelle des gemeinsamen ventralen Stammes der fünften Bögen. Während dieser im vorher besprochenen Stadium die direkte Verlängerung des Aortentruncus nach Abgabe des kurzen aufsteigenden gemeinsamen Stammes des zweiten bis vierten Bogens bildete, so dass der Anfang des gemeinsamen Stammes der 5. Bogen im ventralen Schlundboden lag, hat sich jetzt die Scheidung zwischen dem gemeinsamen Stamm der zweiten bis vierten Aortenbogen und dem der fünften bis in das Pericard hinein fortgesetzt, d. h. der truncus arteriosus spaltet sich jetzt nach kurzem einfachen Verlauf in zwei starke Zweige, der vordere tritt sogleich im Bereich des dritten Kiemenbogens dorsalwärts in den Mundhöhlenboden, sein stärkster Ast, der also als direkte Fortsetzung zu betrachten ist, ist der linke vierte Aortenbogen; mit ihm zusammen stellt er später nach vollkommener Trennung u. s. f. den aufsteigenden und den Bogentheil der bleibenden Aorte dar; der andere Zweig verlässt das Pericard weiter rückwärts und umgreift mit zwei, jetzt stark gewor-

denen Aesten Trachea und Oesophagus, um die absteigenden Rückenaorten zu erreichen; dieser Stamm ist die Anlage der Art. pulmonalis.

Die inneren Kiemenöffnungen sind keineswegs mehr in der vorigen Ausdehnung erhalten. Die zweite Kiementasche öffnet sich fast nur mehr in der Seitenwand der Mundhöhle; — beinahe der ganze horizontale Schenkel derselben (siehe oben) und mit ihm die in denselben führende Spalte am Mundhöhlenboden zeigen sich verlegt; nur am lateralen Rande des Mundhöhlenbodens vertieft sich die zweite innere Kiemenfurche noch, wie früher, zu einer kleinen horizontalen Fortsetzung der eigentlichen Kiementasche. Der jetzt noch bestehende Rest der Kiementasche ist ein wesentlich sagittaler (kaum in den Mundhöhlenboden umgebogener), der Oberfläche des Kiemenbogens parallel abgeplatteter, enger Spalt, der nach wie vor mit einer blinden Ausstülpung dorsalwärts über die Decke der Mundhöhle hinausragt. Die Einmündung in die Mundhöhle liegt an seinem vorderen Ende, wo derselbe in dorso-ventraler Richtung am höchsten ist; nach hinten zieht er sich niedriger werdend lang aus ($^{11}/_{40}$ gegen $^{6}/_{40}$ mm bei dem vorigen, nach Schnittdicken gemessen) und erreicht die zweite äussere Kiemenfurche nur noch an einer sehr circumscripten Stelle. Zweiter und dritter Kiemenbogen sind also jetzt neben dem medianen Kamme am Mundhöhlenboden solid verbunden.

Die epitheliale Anlage der Thyreoidea hat sich von ihrem Mutterboden abgelöst, der Stiel, der dieselbe mit dem Mundhöhlenepithel verband, ist verschwunden; im übrigen behauptet sie noch dieselbe Stellung am vordern Ende des ventralen zweiten Kiemenarterienstammes, wie früher; auch zeigt dieselbe noch eine ähnliche Form, nur ist der mittlere Theil stärker geworden und erscheinen die seitlichen Schenkel mehr quer gestellt. Die von His als Art. linguales angesprochenen Fortsetzungen der ventralen Stücke der zweiten Aortenbogen, welche die Anlage umgreifen, fand ich jetzt deutlicher.

Die dritte innere Kiemenöffnung und die dritte Kiemenspalte haben sich in ziemlich complicirter Weise verändert. Die in den Boden der Mundhöhle medianwärts einschneidende Tasche (Fig. 5) hat sich an der Einmündung verlegt, der in der Tiefe offen bleibende Raum dient der Thymusanlage als Einmündungsrohr in den Rest der Kiemenspalte, welcher letzterer nun von der Oeffnung in

der Seitenwand der Schlundhöhle aus schräg lateral- und ventralwärts und zugleich etwas rückwärts bis zum ventralsten Ende der dritten äussern Kiemenfurche zieht. Im Bereich der blinden dorsalen Aussackung der dritten Kiementasche hat sich die vordere Wand an die hintere gelegt. So entsteht dort ein grosses Epithellager, das ventralwärts mit dem noch gangbaren Theil der Kiementasche, nach innen mit der seitlichen Schlundwand und nach aussen mit dem Epithel des dorsalen Theiles der dritten äussern Kiemenfurche zusammen hängt.

Die Thymusanlagen haben sich erheblich verlängert, zeigen aber in Bezug auf Lage und Aussehen dasselbe wie früher. Ihre blinden Enden liegen zur Seite des Austritts des ventralen Aortenstammes aus dem Pericard; sie behalten diese characteristische Beziehung noch sehr lange.

Gerade an der Schnittserie, die durch den der Figur 2 zu Grunde liegenden Kopf gelegt wurde, zeigte die ventrale Ausstülpung der seitlichen Rachenwand, die zur Seite des Kehlkopfschlitzes gelegen ist und nach dem oben Ausgeführten die hintere Grenze des vierten Kiemenbogens bezeichnet, eine Beziehung, die dieselbe als inneren Rest der vierten Kiementasche zu deuten erlaubt. Ganz nahe an ihren blinden Grund reichte nämlich ein Epithelstrang, der von dem dorsalen Ende der nur angedeuteten vierten äussern Kiemenfurche in die Tiefe zieht; obgleich beide Gebilde im Winkel zu einander standen, ist ein früherer Zusammenhang äusserst wahrscheinlich. Der blinde Grund der Einsenkung selbst erschien hie und da, wie bei der Bildung von acinis, mit Buckeln besetzt.

Embryonen von 13 mm Nackenlänge.

Diese Schweinsembryonen entsprechen den menschlichen von 8 - 10 mm bei His (Nr. 2) in vielen Punkten. An den Extremitäten hat sich „eine scheibenförmige Endplatte als Anlage von Hand und Fuss vom Wurzelstücke abgegliedert.“ An der untern ist die Veränderung jedoch erst im allerersten Beginn. Die Nackenkrümmung beträgt einen rechten Winkel.

An der Kiemenbogengegend fallen folgende Veränderungen ins Auge: Der ventrale Rand des ersten Kiemenbogens hat sich mit demselben Rande des zweiten durch eine Brücke in Verbindung gesetzt. Es geschieht dies beim Schwein nicht in der Weise, wie es His vom menschlichen Embryo schildert (Nr. 2 p. 56), wo es

heisst, dass das untere Ende des Kinnwulstes des Unterkieferfortsatzes sich lappenförmig nach aufwärts und rückwärts ausbreitet und die Spalte, sowie den untersten Höcker des zweiten Schlundbogens zudeckt. Der dritte (ventralste) Höcker des zweiten Schlundbogens ist im Gegentheil in Fig. 3 noch deutlicher sichtbar, als in Fig. 2 und zwar dadurch, dass sich der denselben umgebende, ventrale Theil der ersten äussern Kiemenfurche in eine breite Grube verwandelt hat. Die Ausbildung einer Substanzbrücke um den untern Rand der ersten äussern Kiemenfurche herum scheint vielmehr lediglich mit dem ausgiebigen dorso-ventralen Wachsthum des ersten und zweiten Kiemenbogens zusammenzuhängen, mit dem die Ausdehnung der Kiemenfurche in derselben Richtung nicht gleichen Schritt hält; darauf weist auch die jetzt convex vorspringende gemeinsame ventrale Profilcontour der beiden Bogen hin (vergl. Fig. 3). Die Wurzelhöhe des zweiten Kiemenbogens beträgt jetzt 1,8 mm. Eine vollkommene Ueberlagerung der Aussenfläche des dritten und vierten Kiemenbogens findet auch jetzt nicht statt. Die Modelle und Schnitte weisen mit Sicherheit nach, dass das kleine dreieckige Feld, das hinter dem dorsalen Anfange des ventralen Randes des zweiten Kiemenbogens in Fig. 3 zu sehen ist, den Rest der Aussenfläche der beiden letzten Bogen repräsentirt, nur dass die Furchen, die sie von einander und den hinten angrenzenden Bezirken trennten, fast ganz geschwunden sind. Von der scharfen Kante, die in Fig. 2 den dorsalen Rand der Aussenfläche der beiden letzten Bogen begrenzt, ist in Fig. 3 noch ein deutlicher Rest zu sehen. Bei etwas grösseren Embryonen schwindet diese Kante. Bald darauf hat die Rückenkrümmung (zum zweiten Male?) ihr Maximum erreicht. Zu dieser Zeit ist der hintere (früher ventrale) Rand des zweiten Kiemenbogens am schärfsten und legt sich in Form einer deutlichen Falte nach hinten über jenes kleine dreieckige Feld hinweg, so dass er direkt an den Anfang der Herzerhebung angrenzt. Mit der Abnahme der Nackenkrümmung und der Aufrichtung des Kopfes schwindet diese Knickungsfalte vom dorsalen Ende her, der Rest der Aussenfläche des dritten und vierten Kiemenbogens wird frei und geht ohne Abgrenzung in den dorsalen Theil des zweiten Kiemenbogens über, der hinter der Ohröffnung gelegen ist. Die Entwicklung der ventralen Halsfläche und das Zurückweichen des vordern Herzendes habe ich nicht weiter verfolgt.

Zum Verständniss des Folgenden muss ich hier vorausgreifend

die Veränderungen besprechen, die im Verlaufe der Entwicklung die Biegungen der Axe der Mund-Rachenhöhle erleiden.

Der Sattelwinkel der Mundhöhlendecke beträgt an Medianschnitten gemessen

bei Embryonen von N. L. 11	S. S.	—	110°
" " " " " 15	"	$16{,}5$	130°
" " " " " 17	"	19	$141{,}5$°

Bei Embryonen von mehr als 22 mm ist der Winkel in eine flache Rundung übergegangen. Mit der rasch fortschreitenden Ausbildung des Ethmoidaltheiles des Kopfes tritt vor dem Sattelwinkel eine neue Knickung der Decke der Mundhöhle auf, die Sphenoethmoidalbeuge Dursys. Der Ethmoidaltheil wird dabei ventralwärts abgebogen. Bei Embryonen von 15 mm N. L. beträgt dieselbe schon 113°, bei solchen von 17 mm N. L. 111°. Von diesem Extrem nimmt der Winkel allmählich wieder zu. Wie verhält sich zu diesen Veränderungen der Boden der Mundrachenhöhle? Derselbe schiebt sich, wie oben schon erwähnt, vor und erhebt sich gleichzeitig wulstartig. Während bei Embryonen von 7 mm der Vorderrand des Unterkieferbogens nur den Bezirk der Decke dicht vor dem Sattelwinkel erreicht, rückt derselbe allmählich bis zum Vorderrande des Ethmoidaltheils, der dabei ganz unverhältnissmässig in die Länge wächst, vor. Der ganze Raum, der von dem Sattel- und Sphenoethmoidalwinkel umschlossen ist, wird durch eine Erhebung am Boden der Mundhöhle ausgefüllt, die gleich hinter dem Rande des Unterkieferfortsatzes beginnt und sich bis zur hintern Kopfbeuge erstreckt; es ist dies die Zunge. An der Bildung derselben participiren, wie ich vorausnehmen muss, in erster Linie das Schaltstück, das den Zungenkörper liefert, in zweiter die zweiten Kiemenbogen mit dem zwischen ihren medialen Enden gelegenen Theile des medianen Längskammes. Das Genauere darüber folgt sogleich.

Die specielle Verfolgung der Entwicklung des Daches der Mundhöhle liegt ausser dem Bereiche meiner Aufgabe.

Kehren wir jetzt zur Betrachtung des Mund-Rachenhöhlenbodens an einem Embryo von 13 mm N. L. zurück, so sieht man, dass das Schaltstück, das bisher im Ganzen unter dem Niveau des zweiten Kiemenbogens lag, sich mit demselben zu einem einheitlichen Wulste erhoben hat; die Spitze dieses Wulstes hat sich über die ventralwärts abgebogenen Unterkieferfortsätze hinweggelegt (vergl. Fig. 7, Kx und Kb_2), während in Fig. 6 das Spaltstück

tiefer lag als die leistenförmig vorspringenden Unterkieferfortsätze. Die Länge des Schaltstückes ist von 0,72 auf 1,2 mm gestiegen. Die Vergrösserung desselben schreitet in späteren Stadien noch viel rascher vorwärts, denn dieser Theil liefert allein den Körper der Zunge (vergl. Fig. 6—9 Kx). Gegen die zweiten Kiemenbogen grenzt sich das Schaltstück mit zwei queren Wulsten ab, die in erster Andeutung schon im vorigen Stadium zu sehen waren (vergl. Fig. 6 u. Fig. 7); weiter vorn sieht man zwei längsgestellte Erhabenheiten, die einen schmalen medianen Kamm zwischen sich fassen. Diese letzteren fallen nach vorn zu den Unterkieferfortsätzen steil ab, der steile Abhang liegt dem Ethmoidaltheil der Decke an. Der mediane Kamm drängt sich bei ältern Embryonen zwischen den seitlichen Erhabenheiten heraus und wächst mit ihnen zu einem einheitlichen Körper nach vorn und ventralwärts frei heraus und bildet so den freien Theil der Zunge (vergl. Fig. 8). Das Wachsthum dieses letzteren eilt, wie Fig. 7 bis 9 lehren, dem des festsitzenden Theiles in nächster Zeit ungemein voraus. — Die zweiten Kiemenbogen sind in Fig. 7 noch deutlich abzugrenzen, ihre Richtung ist eine mehr quere geworden, zwischen ihnen ist der verschmälerte mediale Kamm noch schwach erkennbar. Die Furchen am vordern Rande sind undeutlicher als am hinteren; in den folgenden Stadien wird, wie noch zu besprechen, die Verschmelzung mit dem Schaltstücke eine innigere; immer deutlicher bilden beide zusammen die einheitliche Erhebung der Zunge; — die zweiten Kiemenbogen mit ihrem medialen Verbindungsstücke liefern die Zungenwurzel. Die dritten Kiemenbogen Kb_3 erscheinen in Fig. 7 sehr verschmälert, dagegen hebt sich ihr medianes Verbindungsstück zusammen mit dem der vierten Bogen stark hervor und grenzt sich bald darauf nach vorn gegen das der zweiten durch eine winklige Furche scharf ab (vgl. Fig. 7 mit Fig. 8). Sehr bald erscheinen die dritten Bogen, die von dem lateralen Ende her verschwinden, wie zwei kleine Querflügel des Mittelstückes. Der Theil der medianen Leiste zwischen dritten und vierten Kiemenbogen wird, wie ich vorausschicken muss, zum Kehldeckel (Eg Fig. 7—9). Als hintere Grenze der Reste der dritten Kiemenbogen sind noch zwei Eindrücke erkennbar. Die vierten Kiemenbogen konnte ich nicht mehr als gesonderte Erhebungen erkennen, sie gehen in der schmalen ventralen Rachenwand auf, die zur Seite des Kehlkopfschlitzes und der Arytänoidfalten liegen.

Aus den Schnitten ergibt sich noch deutlicher, wie aus den Flächenansichten, dass es nicht das ganze Schaltstück und die ganzen ventralen Theile der zweiten Kiemenbogen sind, die sich zur Zunge erheben, sondern dass um dieselbe ein rinnenartiger Raum vertieft bleibt, der sich nach hinten gegen die Zungenwurzel (zweiten Kiemenbogen) hin in bekannter Weise verflacht.

Von den Gefässveränderungen will ich nur erwähnen, dass die dorsalen Verbindungen der dritten und vierten Aortenbogen jetzt ganz verschwinden; auf weitere für mich wichtige Einzelheiten komme ich unten bei der Thyreoidea zurück.

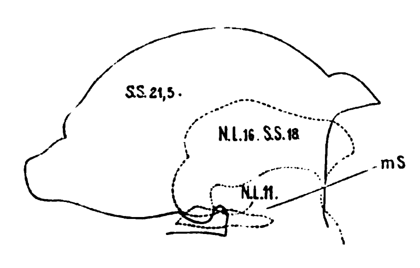
Die erste Kiementasche, sei nebenbei erwähnt, erreicht jetzt die epitheliale Auskleidung der ersten äussern Schlundfurche nicht mehr. Im zweiten Schlundbogen erscheinen zwei strangartige Verdichtungen, die die lateralen Theile der Mundrachenhöhle von der ventralen Seite her umfassen; es sind die Anlagen der kleinen Zungenbeinhörner, die noch etwas eher, wie die der Merkel'schen Knorpel, aufzutreten scheinen.

In der niedrigen Seitenwand der Rachenhöhle findet man am Hinterrande des zweiten Kiemenbogens die sehr verkleinerte innere Oeffnung der zweiten Schlundspalte. Der Anfang der letzteren zeigt einen unbedeutenden Rest der blinden, dorsalwärts gerichteten Ausstülpung; im Uebrigen ist der früher ausgedehnte Raum in einen engen Kanal und weiter nach rückwärts in einen soliden Epithelstrang verwandelt, der schliesslich aber noch die Epidermis erreicht — etwa an der Stelle, zu der der Strich von 2 in Fig. 3 führt, also nahe dem dorsalen Ende des scharfen Hinterrandes des zweiten Kiemenbogens. Dicht hinter der Einmündung der zweiten Schlundspalte in die Rachenhöhle biegt, wie man jetzt sehr schön übersehen kann, die Anlage des Nervus glossopharyngeus von der dorsalen auf die ventrale Schlundseite.

Die quergestellte, halbmondförmige, vordere Anlage der Thyreoidea hat sich noch mehr in die Tiefe gesenkt. Während dieselbe im ersten Stadium weit vor dem Beginn des Kehlkopfschlitzes gelegen war, rückt sie diesem jetzt immer näher, später liegt sie ihm ventralwärts an und rückt schliesslich sogar hinter die Kehlkopfanlage (vergl. m S Holzschnitt b—d).

Es sei mir erlaubt, hier diejenigen Momente im Zusammenhange aufzuzählen, die mir bei dieser, zuerst von W. Müller gewürdigten Verschiebung der auch die Ursprungsstellen der Aortenbogen und die Enden der Thymus-

schläuche folgen, wirksam zu sein scheinen. In erster Linie ist der Umstand zu nennen, dass die Parthien des Bodens der Mundrachenhöhle, welche in Ebenen dorsalwärts von der Thyreoidea-Anlage liegen, viel stärker wachsen, als die ventralen Parthien. Man kann sich die Folgen dieser Erscheinung, sowie den Einfluss, den das vorwiegende Wachsthum der vordern Theile des Mundhöhlenbodens auf die Verschiebung der epithelialen Thyreoidea-Anlage hat, in folgender Weise klar machen: Stellt man an dem Bilde eines Medianschnittes, den man durch den Mundhöhlenboden eines Embryo von 11 mm N. L. gelegt hat, die vordere Hälfte der geknickten Schnittlinie horizontal, so fällt die hintere Hälfte mit dem Kehlkopfeingang in die Vertikale. Bezeichnet man auf diesem Bilde (Holzschnitt a) durch einen Punkt die ungefähre Lage der vorderen Thyreoidea-Anlage, so sieht man, dass dieselbe sich weit vor dem Kehlkopfeingange, ungefähr in derselben Horizontalebene wie dieser, findet. Nun lege man analoge Durchschnittszeichnungen von Embryonen von 16 mm N. L. und 21,5 S. S. in der Weise auf die erste Figur, dass die Durchschnittslinien der äussern Haut des Mundhöhlenbodens in dieselbe Horizontale und die des Kehlkopfeingangs in dieselbe Senkrechte fallen (vergl. Holzschnitt a), so sieht man, wie bei den der Aufeinanderlagerung der Figuren zu Grunde liegenden Wachsthumsbedingungen, die vordere Thyreoidea-Anlage sich am Kehlkopf vorbeischiebt und endlich vor den Anfang der Trachea zu liegen kommt. Die Voraussetzung der Aufeinanderlagerung der drei Durchschnittszeichnungen ist aber zunächst ein vollständiger Stillstand im Wachsthum seitens der ventral und hinter der Thyreoidea-Anlage gelegenen Parthien; ein solcher findet aber selbstverständlich nicht statt; diese Figuren sollen den Vorgang auch nur qualitativ illustriren, nicht quantitativ erschöpfend darstellend. Weitere Factoren, die dabei einwirken, sind das vorzüglich nach hinten gerichtete Eigenwachsthum der Drüsenanlage, weiter eine Atrophie der hinter derselben gelegenen Parthien: — der unpaare ventrale Stamm der zweiten Aortenbogen schwindet und die Drüsenanlage kommt bei 13 mm langen Embryonen dicht vor die Abgangsstelle der dritten Aortenbogen aus der directen Fortsetzung des Truncus arteriosus in den linken vierten Aortenbogen zu liegen (vergl. Holzschnitt b) — endlich kommt auch die Neubildung der ventralen Halswand, sowie die Rückwärtswanderung des ganzen vorderen Herzens dabei in Betracht.



Drei aufeinandergelegte Contourzeichnungen von Medianschnitten durch den Mundhöhlenboden verschieder grosser Embryonen. Die Grösse derselben siehe in den Figuren. — Vergr. 9fach.

Die vordere Anlage der Thyreoidea findet sich bei Embryonen

von 13 mm N. L. in einer Querlinie mit den vordern Enden der Thymus-Schläuche. Lateral neben der vordern Thyreoidea-Anlage und ebenso lateral von den Thymus-Schläuchen zieht in sagittaler Richtung jederseits ein starker Nerv, dessen etwas der Mittellinie zugeneigtes vorderes Ende im Mundhöhlenboden noch bis in den Bereich des ersten Kiemenbogens erkennbar bleibt. Rückwärts biegt der Nerv im Bogen dicht um die hintere Seite der dritten Kiemenspalte nach der dorsalen Seite des Schlundes herum und vereinigt sich neben dem Kehlkopfeingang mit der Hauptnervenmasse der Vagus-Gruppe. Es ist kaum möglich denselben anders, wie als Hypoglossus, zu deuten.

Die vordere epitheliale Anlage der Thyreoidea hat sich namentlich in die Quere ausgedehnt, dieselbe ist mit zahlreichen Hervorragungen besetzt, im Innern sind aber noch keine Gefässe zu erkennen.

Die dritte Kiemenspalte durchbricht mit einer nur sehr kleinen Oeffnung die niedrige laterale Schlundwand am hintern Rande des lateralen Endes des verschmälerten dritten Kiemenbogens. Die Stelle fällt in denselben Schnitt, wie der Anfang der Kehlkopfspalte, es scheint sich demnach auch die Mitte des Rachenbodens im Vergleich zu den Seitentheilen mehr gehoben zu haben. Die früher geräumige dritte Kiemenspalte ist jetzt in einen engen Kanal verwandelt, der von der queren Richtung etwas nach hinten abweicht. Lateralwärts geht derselbe in einen breiteren, soliden Zellstrang über, der nahe am obern Ende des scharfen Hinterrandes des vertieften dreieckigen Feldes (Fig. 3) dicht hinter der Ausmündung der zweiten Kiemenspalte mit der Epidermis zusammenhängt. Die innern Oeffnungen der zweiten und dritten Kiemenspalten sind immer noch reichlich $^1/_3$, die äussern kaum $^1/_8$ mm von einander entfernt. Dicht an der Rachenmündung umgiebt den offenen Rest der dritten Schlundspalte ein namentlich dorsalwärts ausgedehntes Epithellager (bis 0,24 mm Höhe an manchen Schnitten), das offenbar mit dem schon im vorigen Stadium erwähnten und als Rest der dorsalen blinden Ausbuchtung der dritten Kiementasche gedeuteten Epithellager identisch ist, nur ist dasselbe mit der Zunahme des Breitendurchmessers weiter von der Hautoberfläche abgerückt. In das ventrale, dreieckig zugespitzte Ende dieses Epithellagers mündet die schlauchförmige Thymus-Anlage ein; die früher offene Einmündung derselben (vergl. oben p. 278) in den Kiemenkanal scheint solid geworden zu sein und die er-

wähnte dreieckige ventrale Spitze des Epithellagers zu bilden. Die Thymusschläuche sind länger geworden, haben sich aber sonst in keinem wesentlichen Puncte verändert. Aus dem dritten Kiemenkanale zieht nahe der Schlundmündung eine anfangs durchgängige, aber rasch blind endende Ausstülpung nach hinten, mitten in die Hauptnervenmasse der Vagus-Gruppe hinein. Dieselbe schwindet später ohne Spuren zu hinterlassen.

Die ventralen Ausstülpungen der seitlichen Schlundwand, die oben als Reste der vierten Kiemenspalten gedeutet wurden, haben sich verlängert und sind jetzt medialwärts concav gekrümmt. Sie zeigen ein deutliches Lumen und mitunter am blinden Ende einzelne Höcker — wie zur Bildung von acinis. Dieselben behalten ihre charakteristische Lage hinter den vierten Aortenbogen (der bleibenden Aorte linkerseits, der Art. subclavia rechterseits); sie stellen, wie unten näher auszuführen, die paarigen hintern Thyreoidea-Anlagen dar.

Aeltere Embryonen.

Bei Schweinsembryonen von 14 NL. ist das beschriebene Relief der Zungenoberfläche noch gerade zu erkennen; — der vordere Theil, der vom Schaltstück stammende Zungenkörper, ist bedeutend gewachsen und das vordere Ende desselben ein wenig frei. Eine wichtigere Veränderung hat sich am vordern Ende der Kehlkopfspalte vollzogen. Während dieselbe bisher einen schmalen Längseinschnitt darstellte, erweitert sich der grössere vordere Theil derselben jetzt zu einer queren, nach vorn convex gekrümmten Spalte, die das knopfförmige Ende der medianen Leiste, die Kehldeckelanlage, gewissermaassen unterminirt (vergl. Al. Fig. 6—9). Die Spalte hat nun nebenstehende Form Ƭ. Die Kehldeckelanlage stellt sich als eine halbmondförmige Kappe dar, die mit ihren beiden nach hinten gewendeten Seitenschenkeln die Falten, die den senkrechten Theil der Kehlkopfspalte begrenzen, umfasst. Von dem Vorderrande dieser halbmondförmigen Kappe ziehen noch deutlich erkennbar zwei kleine Leisten, die Reste der dritten Kiemenbogen, nach aussen längs dem hintern Rande des Zungengrundes hin (vergl. Fig. 8 und 9 Kb_3).

Bei Embryonen von 15 N. L. und 16,5 S. S. Länge sind noch dieselben Dinge zu sehen, nur ist der Körper der Zunge wieder erheblich gewachsen und der ganze Zungenrücken stärker nach oben gewölbt: die zweiten Schlundbogen mit ihrem medianen Vereinigungsstücke sind noch deutlich nach vorn durch eine Furche

abgegrenzt, dabei sind dieselben ohne Weiteres als Anlage der Zungenwurzel kenntlich (vergl. Fig. 8, Kb_2 = Zw.). Die Reste der dritten Schlundbogen sind noch unansehnlicher geworden. Die Mitte des hintern Randes der Kehldeckelanlage wächst hackenförmig über die den Kehlkopfeingang begrenzenden Falten hinweg und verdeckt so einen Theil der Längsspalte; bei noch weiterer Entwicklung (2,75 S. St.) wird der hintere Rand des Kehldeckels in der Mitte eingezogen.

Ueberwog schon bis hierher das Längenwachsthum der Zunge das Breitenwachsthum ganz erheblich, so gewinnt das erstere weiterhin einen ganz enormen Vorsprung. Immer ist es der eigentliche Zungenkörper, der daran den Löwenantheil hat. Die stark dorsalwärts gekrümmte Zunge flacht sich mit der Ausgleichung des Sattelwinkels und der definitiven Gaumenbildung ab, doch geschieht dies in der Weise, dass der Zungenkörper sich im Winkel gegen den (vom zweiten Kiemenbogen stammenden) Zungengrund stellt, so dass der Flächenwinkel am Boden der Mundhöhle gewissermassen nach vorn rückt.

Bei Embryonen von über 2 cm S. S. verlieren sich die Reste der dritten Schlundbogen, die noch in Fig. 9 als zwei quere Wülste vom Vorderrande der Kehldeckelanlage nach auswärts ziehen, fast ganz; kaum dass an der entsprechenden Stelle noch ein kleiner Vorsprung am Rande des Kehldeckels zu sehen ist.

Es scheint für die älteren Stadien zweckmässiger, nicht mehr die einzelnen Embryonen nach einander abzuhandeln, sondern gleich jedes Organ in seiner weitern Entwicklung durch die ganze Reihe der Embryonen, die grösser sind als 13 mm N. L., hindurch zu verfolgen.

Bei Embryonen von 14 mm N. L. und 15 mm S. S. existirt noch die innere Mündung der zweiten Kiementasche in der Seitenwand der Mundhöhle und von ihr aus zieht sich durch 5—6 Schnitte von $^1/_{30}$ mm Dicke ein Rest der Spalte selbst als ein enger Kanal in abnehmender Höhe nach hinten. Das Hautende der Kiemenspalte ist vollständig geschwunden. Bei Schweinsembryonen, die um 1 mm länger, waren die Reste der zweiten Kiemenspalte nur noch durch zwei Schnitte zu verfolgen; bei etwas grösseren ist auch diese letzte Spur vollkommen verschwunden.

Die dritte Kiemenspalte erhält sich als epithelialer Strang, der von der Schlundwand zur Haut zieht, bedeutend länger als die

zweite. Noch bei Embryonen von 15 N. L. ist derselbe vollständig vorhanden. Bei Embryonen von 20 S. S. ist er unterbrochen, es existirt aber noch ein Epithelstrang, der von der Epidermis aus eine kleine Strecke in die Tiefe zieht, um dort blind zu endigen und ebenso geht von der Schlundwand ein schmaler Epithelstrang

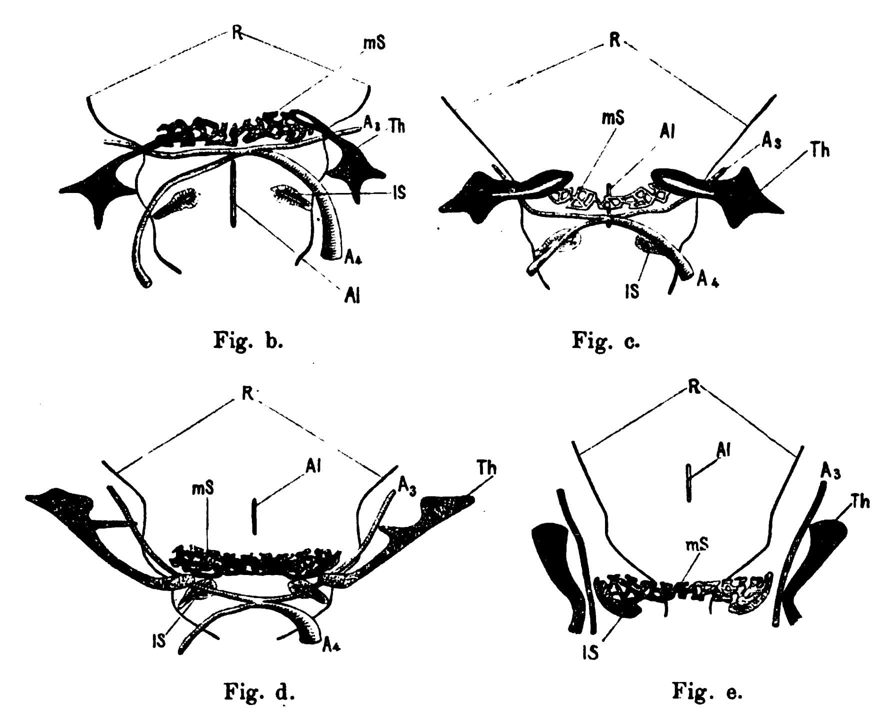


Fig. b. Fig. c. Fig. d. Fig. e.

Die Figuren b bis d sind Ansichten der Ventralfläche des Vorderdarms mit den derselben aufliegenden Drüsen und Gefässen, die nach Constructionen, wie sie His aus Querschnittserien herzustellen gelehrt hat, schematisirt gezeichnet wurden. Die Constructionen waren 40fach vergrössert, die Figuren sind darnach um die Hälfte verkleinert. Vom Darm (R) sind nur die Randconturen wiedergegeben und innerhalb derselben der schlitzförmige Kehlkopfs-Eingang (Al). Die vordere, mediane Thyreoidea-Anlage ist in allen Figuren gleichmässig in Form eines schematischen Netzwerkes dargestellt, obgleich dieselbe bei Embryonen der Grösse von b u. c diese Ausbildung noch nicht erreicht hat. Aehnlich sind die laterale Schilddrüsenanlage (lS), die Thymus (Th) und die Gefässe (A_3 u. A_4) in Bezug auf ihren Bau schematisirt. In welcher Weise die Verschmelzung der lateralen und der medialen Schilddrüsenanlage in d schematisirt ist, muss im Text nachgelesen werden. — b Embryo von 15 mm SS. — c Embryo von 16 mm SS. — d Embryo von 20 mm SS. — e Embryo von 22,5 SS.

aus, der sich sehr bald zu einem massigen Epithellager verbreitert, mit dem immer noch die Thymus-Anlage zusammenhängt. Ueber die weitern Schicksale dieses Restes der dritten Kiemenspalte siehe unten. Die Veränderungen der für uns wichtigsten Gefässstämme, sowie der Anlagen der Thyreoidea und der Thymus bei Embryonen von 13 mm aufwärts sollen jetzt, um die Hauptpunkte dieser Vorgänge eindringlicher hervortreten zu lassen, in einer kurzen Uebersicht dargestellt werden; dann erst soll die specielle histologische Beschreibung der einzelnen Stadien folgen.

Wie oben schon ausgeführt, verschiebt sich die vordere Thyreoidea-Anlage an der ventralen Seite der Kehlkopfspalte vorbei nach rückwärts, wobei zu bemerken, dass die Verschiebung desswegen noch grösser erscheint, als sie wirklich ist, weil die Kehlkopfspalte sich bei Embryonen von 13 bis 18 mm am hintern Rande merklich verkürzt (vergl. Holzschnitt b bis d). Der Verschiebung des quergestellten Epithelbandes, das die vordere Thyreoidea-Anlage darstellt, folgen bis zu Embryonen von circa 20 mm Länge stetig die dritten Aortenbogen, deren Ursprung aus der ventralen Aortenwurzel immer dicht am hintern Rande der Drüsenanlage gefunden wird (Holzschnitt b bis d A_3). Diese dritten Aortenbogen werden bekanntlich zu den Art. carot. communes. Aus der Vereinigungsstelle derselben entspringen auch die nach hinten ziehenden vierten Aortenbogen, von denen der linke bald viel stärker erscheint und die directe Fortsetznng der ventralen Aortenwurzel, den bleibenden Aortenbogen, bildet, während der rechte zur Art. subclavia derselben Seite wird (Holzschnitt A_4). Bei Embryonen von über 20 mm S. S. rücken die Thyreoidea-Anlage und die Vereinigungsstelle der Carotides communes auseinander, indem die letztere sich in einem rascheren Tempo nach rückwärts verschiebt, als die erste. Diese Differenz wird mit vorschreitendem Wachsthum immer erheblicher (vergl. Holzschnitt e A_3). Diejenigen Stadien, in denen sich beim Schweine ein besonderer Ursprungsstamm für beide Carotiden und die rechte Subclavia, die Armkopfarterie, herausbildet, habe ich nicht verfolgt. Die paarigen Anlagen der Thymus hängen bei Embryonen von 13 mm durch den Rest der dritten Kiemenspalte mit der seitlichen Schlundwand zur Seite des vordern Endes des Kehlkopfeinganges zusammen (vergl. Th. Holzschnitt b). Auch nach Lösung dieser Verbindung behält der Anfang des Thymusschlauches seine Lage zu beiden Seiten des Kehlhopfschlitzes bei

(vergl. Holzschnitt d Th.). Dieser dorsale Anfang des Thymusschlauches wird von dem mächtigen Epithellager gebildet, das, wie ich oben beschrieben habe, als ein Rest der obliterirten dritten Schlundspalte aufzufassen ist. Dasselbe liegt gerade ventralwärts vor der Theilungsstelle der Carotis communis. Der Thymusschlauch selbst zieht von diesem dorsalen Anfange aus bei Embryonen von 13 N. L. ventralwärts und zugleich nach innen und vorn (vergl. Holzschnitt b Th.), um sich mit seinem blinden, hackenförmig nach innen umgebogenen Ende dicht am Pericard neben der Austrittsstelle der Aorta aus demselben zu lagern. Der Thymusschlauch geht dabei dicht an der hintern Seite der dritten Aortenbogen (carotides communes) vorbei; an die vordere Seite der letztern grenzt, wie gesagt, die Thyreoida-Anlage an (vergl. dazu Holzschnitt b). Mit der Rückwärtsverschiebung der Vereinigungsstelle der Carotiden und des ganzen vordern Herzendes wandert auch das Ende der Thymus nach hinten. Da der dorsale Anfang derselben aber an Ort und Stelle bleibt, muss der epitheliale Schlauch immer länger werden. Während die Längsaxe desselben Anfangs von der dorsalen Seite nach vorn und ventralwärts gerichtet war, geht derselbe jetzt erst schräg nach hinten und ventralwärts, um schliesslich beinahe rein nach hinten gerichtet vor den grossen Halsgefässen in die Brustapertur herabzuziehen (vergl Holzschnitt b—e Th). Wenn man will, beschreibt demnach während des Wachsthums vom Stadium 13 NL. an das ventrale Thymusende um das dorsale einen Bogen nach hinten, nur ist dazu noch zu merken, dass der ganze Schlauch dabei um ein Vielfaches in die Länge wächst.

Nun blieben noch die drüsenartigen, ventralen Ausstülpungen der seitlichen Schlundwand zu Seiten des Kehlkopfschlitzes, die ich oben als Reste der vierten Kiemenspalte gedeutet habe, zu besprechen; dieselben liegen bei Embryonen von 13 N. L. hinter den vierten Aortenbogen (vergl. Holzschnitt b—lS.). In den folgenden Stadien lösen sich dieselben mit ihrem verdünnten dorsalen Ende von ihrem Mutterboden ab und verschieben sich auch ein wenig nach hinten, so dass dieselben nun hinter dem Kehlkopfschlitze zur Seite des Anfangs der Trachea gefunden werden (vergl. Holzschnitt c—e lS.). Doch ist diese Verschiebung ungleich geringer, als die der übrigen besprochenen Gebilde, und man kann leicht constatiren, wie zuerst die vierten Aortenbogen, dann die ventralen Enden der Thymus-Anlagen und schliesslich die dritten Aortenbogen an der ventralen

Seite dieser Gebilde vorbei nach rückwärts wandern (vergl. Holzschnitt b bis e). Die vordere Thyreoidea-Anlage aber rückt während dieser Veränderung den zu besprechenden paarigen Gebilden immer näher und kommt schliesslich, da sie etwa in derselben Ebene mit denselben liegt, mit ihnen in Berührung. Es geschieht dies meist bei Embryonen von 19 mm S. S. (vergl. Holzschnitt d, wo die Berührung eben erreicht ist). Nun bemerkt man eine Erscheinung, die mich anfänglich so sehr überraschte, dass ich eine grosse Zahl Schnittserien von Embryonen von 18—22 mm Länge anfertigte, um mich vor jeder Täuschung sicher zu stellen. Bei Embryonen von etwas über 20 mm S. S. verschmelzen nämlich die Epithelbalken der unpaaren Thyreoidea-Anlagen seitlich mit den blinden ventralen und zugleich etwas nach innen gerichteten, erweiterten Enden dieser paarigen Gebilde. Bei wenig älteren Embryonen werden die letzteren, die sich gleich nach der Verschmelzung an dem verschiedenen histologischen Bau noch deutlich erkennen lassen, in ein Epithelbalkennetz von demselben Aussehen umgewandelt, wie das der unpaaren Anlage. Es ist also ohne Zweifel, dass der epitheliale Theil der Thyreoidea durch Verschmelzung zweier ursprünglich räumlich getrennter und histologisch verschieden gebauter Bestandtheile hergestellt wird; der eine von diesen, der unpaare, wächst in der Medianlinie aus dem Epithel der Vereinigungsstelle der zweiten Kiemenbogen aus, derselbe nimmt frühzeitig die bekannte Netzstructur an, der andre paarige Theil wird durch zwei schlauchartige, ventrale Ausstülpungen der vierten Kiemenspalten, die etwas nach innen convergiren, dargestellt; letztere verlieren erst nach der Verschmelzung mit dem medianen Antheil, der sich allmählich nach hinten verschiebt, ihre einfache Schlauchform und wandeln sich in ein Netz von Zellbalken um.

Es ist klar, dass von den letzteren die seitlichen Lappen der Schilddrüse geliefert werden. Beim Schwein schliessen sich dieselben später sehr dicht vor der Luftröhre aneinander. Ich werde die von den vierten Kiemenspalten abstammenden Schläuche von nun an kurzweg als seitliche oder hintere Thyreoidea-Anlagen bezeichnen. Die ausführliche histologische Beschreibung derselben muss natürlich mit der Beschreibung der unpaaren Anlage für jedes Stadium zusammen geschehen.

Specielle histologische Beschreibung der Thyreoidea- und Thymus-Anlagen.

Die vordere Thyreoidea-Anlage stellt bei Embryonen von 15 mm S. S. und 14 N. L. ein vor dem Kehlkopfschlitze tief im Boden der Mundhöhle gelagertes, queres Epithelband dar, dessen seitliche verdickte Enden nur ganz unbedeutend dorsalwärts, etwas merklicher nach hinten umgebogen sind. Von dem kernreichen embryonalen Bindegewebe der Umgebung hat sich eine dünne Schicht Faserzellen der Oberfläche des Epithelbandes parallel stratificirt, und bildet eine Art Kapsel um dieselbe; hie und da weichen die Spindelzellen auf den Schnitten auseinander und umschliessen Spalten, von denen es schwierig zu unterscheiden ist, ob dieselben schon mit Blutgefässen zu identificiren sind, oder nicht. Die Oberfläche des Epithelbandes selbst ist mit mannigfachen Vorsprüngen, zwischen denen das Bindegewebe der Umgebung eindringt, unregelmässig besetzt; in den dickeren seitlichen Enden bemerkt man schon Andeutungen einer netzförmigen Anordnung der Zellstränge, wie sie bald viel deutlicher hervortritt. Die äusserste Zellschicht in den Zellbalken bildet überall eine Lage regelmässig nebeneinander gestellter, hoher Cylinderzellen mit verlängerten Kernen. Zwischen den Cylinderzellenlagen findet sich an meinen Präparaten eine körnig-fädliche Substanz mit runden Kernen, in der sich nur selten deutliche Zellgrenzen erkennen lassen. Lumina, wie sie sich zur selben Zeit in den benachbarten Enden der Thymus-Anlage deutlich zeigen, sind in der vorderen Thyreoidea-Anlage nur hie und da zu erkennen. Bei etwas jüngeren Embryonen (14 N. L.) sind dieselben häufiger und man bekommt den Eindruck, als handle es sich vielleicht um einen eng hin- und hergebogenen und zusammengeknäuelten Schlauch.

Die viel weiter rückwärts, in der Querlinie des hintern Endes der Kehlkopfspalte, gelegenen seitlichen Thyreoidea-Anlagen haben zur selben Zeit das Aussehen einfacher, schlauchförmiger Drüsen, die mit verschmälertem Halse in die Seitenwand des Schlundes einmünden und im Bogen um die Kehlkopfspalte ventralwärts herumziehen. Die verdickten Enden derselben reichen etwas weiter ventralwärts, als der ventrale Rand des Kehl-

kopfes. In der ganzen Länge des Schlauches sieht man ein deutliches Lumen; die Ränder desselben sind meist glatt; die Epithelbekleidung ist mehrschichtig, am dicksten an den ventralen Enden. Zunächst dem Lumen erscheint eine streifige, kernfreie Grenzschicht.

Bei Embryonen von 16 S. S. hat sich trotz der merklichen Verschiebung der Drüsenanlagen (vergl. Holzschnitt c mit b), die histologische Ausbildung kaum verändert.

Bei Embryonen von 18 mm S. S. (vergl. Fig. 11 m S.) ist die mediane Thyreoidea-Anlage schon vollkommen in ein Netzwerk von Zellbalken aufgelöst, in dessen Maschen blutgefüllte Capillaren leicht erkennbar sind, wie dies von W. Müller in seiner ausgezeichneten Arbeit beschrieben und abgebildet worden ist. In einer Beziehung erinnert das Bild noch an den früheren Zustand, nämlich darin, dass zwei übereinanderliegende Querzüge von Zellsträngen besonders scharf hervortreten, die freilich durch reichliche dorso-ventrale Verbindungsbalken zusammenhängen. Die einzelnen Zellbalken bestehen aus einem peripheren, ziemlich regelmässigen Cylinderzelllager und zwischen den Enden dieser in wechselnder Menge eingeschobenen, runden Kernen mit undeutlich geschiedenem Protoplasma. Um die Zellbalken differencirt sich eine Spindelzellschicht, deren Kerne von denen der Kapillaren stellenweise kaum zu unterscheiden sind (vergl. Fig. 11).

Der Hals, mit dem die schlauchförmige, seitliche Thyreoidea-Anlage am Schlunde befestigt ist, erscheint jetzt sehr verdünnt, doch ist in demselben meist ein noch ganz deutliches Lumen erkennbar (vergl. Figur 12 lS). Dieser dünne Hals treibt eine solide, geknickte Zellsprosse nach hinten. Das kolbenförmige, ventrale Ende hat seine Wandungen verdickt, erscheint aber im Uebrigen nicht verändert. Bei Embryonen von 19—20 mm S. S. hat sich das Zellbalkennetz der medianen Thyreoidea-Anlage dem Grunde der Schläuche, die die seitlichen Thyreoidea-Anlagen darstellen, bis zur Berührung genähert (vergl. Holzschnitt d). Letztere haben sich vom Schlunde losgelöst. Im Innern derselben existirt immer noch ein Lumen, obgleich bei der starken Dickenzunahme der dasselbe begrenzenden Zellschichten gute Schnitte zur Wahrnehmung desselben gehören. Die ganze Anlage hat jetzt ausgeprägte Kolbenform. Der verdünnte Stiel des Kolbens strebt dorsalwärts gegen die seitliche Schlundwand, ohne dieselbe zu erreichen. Das verdickte ventrale Ende zeigt keine

regelmässig abgerundete Schnittcontur mehr, sondern erscheint hie und da ausgebuchtet. An einem Exemplar derselben Tracht waren schon einzelne Stränge der medianen Schilddrüsen-Anlage mit dem vordern Ende der seitlichen Schläuche in sehr deutliche Verbindung getreten. Bei Embryonen von circa 21 mm S. S. tritt die vollkommene Verbindung der medianen Thyreoidea-Anlage mit den seitlichen ein, und zwar geschieht dieselbe zuerst an den Enden und den ventralen Flächen der letzteren. Holzschnitt e giebt die Art und Weise der Verbindung nicht ganz genau wieder; es müsste die mediane Anlage die ventralen Enden der paarigen überdecken und über dieselben seitlich hinausragen. Da aber so die Verschmelzung selbst in der Zeichnung sich nicht hätte andeuten lassen, zog ich es vor, die beiden Anlagen im Bilde nebeneinander, statt aufeinander zeichnen zu lassen. Die verdünnten dorsalen Theile der paarigen Anlagen ziehen noch frei nach aussen, dorsalwärts und nach vorn (vergl. Fig. 13 und 14 lS.); dieselben zeigen häufig ein deutliches Lumen, während ein solches in dem verdickten medialen Theile, der die Verschmelzung eingeht, nicht mehr zu erkennen ist, — nur einzelne unregelmässige Lücken sah ich noch in der dichtkernigen Masse desselben. Zur selben Zeit wird die Oberfläche des ventralen Kolbenendes unregelmässig. Die Schnittcontur desselben zeigt mannigfache Vorsprünge und Einbuchtungen, in die Capillaren eindringen (vergl. Fig. 13 und 14); es bedeutet dies den Beginn der Auflösung der seitlichen Thyreoidea-Anlage in ein eben solches Zellbalkennetz, wie das war, aus dem die mediane Anlage schon vor der Verschmelzung bestand. Doch selbst, wenn die Verbindungen der medianen Anlage mit den paarigen schon recht zahlreich und dicht geworden sind, sieht man an Präparaten, die in Müller'scher Flüssigkeit und Alcohol gehärtet und mit Alaun-Cochenille gefärbt sind, die Zusammensetzung der Drüse aus ungleichartigen Bestandtheilen, einem mittleren und zwei seitlichen paarigen, sofort an der Färbung. Die von den seitlichen Thyreoidea-Anlagen abstammenden Theile zeigen sich viel intensiver roth gefärbt, als das Zellbalkennetz der medianen Anlage. (So in Fig. 13, in Fig. 14 war der Unterschied viel geringer und ist demgemäss auch in der Zeichnung nicht angedeutet.) Es rührt dies, so viel ich sehen kann, nicht bloss von der sicher vorhandenen dichteren Lagerung der Kerne, sondern auch von einer stärkern Aufnahme des Färbungsmittels seitens der Zellen und Kerne der

paarigen Anlagen her. An den Verschmelzungsstellen selbst gehen die Zellbalken der medianen Anlagen unmerklich in die Substanz der paarigen über, die sich hie und da in Vorsprüngen den Balken der ersteren entgegen erhebt (vergl. Fig. 13 und 14).

Zu bemerken ist noch, dass die Zellbalken der medianen Anlage nicht mehr vorwiegend quer zusammenhängen, sondern jetzt so von Blutgefässen durchbrochen sind, dass die dorsoventralen Züge um meisten in die Augen fallen. — Da die Dimensionen bei Embryonen bekanntlich niemals der Entwickelungshöhe genau parallel zunehmen, so ist es vielleicht zweckmässig, dieses wichtige Stadium, in dem die Verschmelzung der medianen mit den paarigen Thyreoidea-Anlagen eben eingetreten ist, durch die Angabe näher zu bezeichnen, dass in demselben die Anlagen der Kehlkopfknorpel als Verdichtungen der Bindesubstanz sich nur erst mit Mühe wahrnehmen lassen; sobald dieselben deutlich hyalinknorplig geworden sind, ist die Verschmelzung der diskreten Bestandtheile vollkommen geworden und die in Zellbalken aufgelösten seitlichen Anlagen kaum mehr von der medianen zu unterscheiden. — Wichtig für die Wahrnehmung dieser Verhältnisse ist auch die Schnittrichtung; dieselbe muss mit der Ebene, in der die drei Bestandtheile der Drüsenanlage enthalten sind, einigermassen zusammenfallen, damit man dieselben auch in einem Schnitte nebeneinander sieht. Es genügte die in der Einleitung beschriebene Schnittrichtung dieser Anforderung für meine Objecte ziemlich vollkommen. Auffällig war die Verschiedenheit der Massenentwicklung des paarigen und der unpaaren Componenten der Drüse bei Schnittserien durch verschiedene Embryonen ein und derselben Tracht. Ich vermag nicht zu entscheiden, ob dies auf Rechnung einer verschiedenen Entwickelungshöhe oder auf individuelle Unterschiede, die dann auf die bekannten Varianten der Schilddrüse bezogen werden könnten, zu setzen ist.

Bei Embryonen von 26 mm S. S., bei denen die Drüsenanlage schon einen einheitlichen, mit den Enden dorsalwärts und nach vorn aufgebogenen Drüsenkörper darstellt, dessen Mittelstück an dem Anfang der Trachea gelegen ist, erkennt man die besondere Abstammung der seitlichen Theile des Zellbalkennetzes noch an den engeren Maschen und den dickeren Balken derselben. An einzelnen Stellen finden sich noch compacte Anhäufungen epithelialer Zellen, in die noch keine Blutgefässschlingen eingedrungen sind. Bei einem Embryo von 37 mm war die Drüse zu

einem von einer glatten Bindegewebskapsel umschlossenen Körper von ovalem Querschnitt geworden, der vor dem Anfangstheil der Trachea gelegen war und nur durch einen tief ins Innere einschneidenden Bindegewebszug die Entstehung aus zwei aneinandergepressten, vorher in die Quere ausgezogenen Seitentheilen erkennen liess. Es lassen sich keine histologischen Unterschiede zwischen der Mitte und den Seitentheilen mehr erkennen, die Zellbalken der Drüse scheinen im Beginn der Abschnürung zu kugligen Blasen zu stehen. Eine specielle Aufmerksamkeit habe ich den weiteren Entwickelungsstadien der Drüse nicht gewidmet.

Bei Embryonen bis zu 18 mm S. S. erhält sich als Rest der dritten Kiemenspalte ein epithelialer Strang, der von der seitlichen Schlundwand bis zur Epidermis reicht. Derselbe ist noch eine Strecke weit mit einem deutlichen Lumen versehen. Doch blieb ich im Ungewissen, ob dasselbe noch mit der Schlundlichtung communicire, jedenfalls reicht der Spalt in demselben sehr nahe an die letztere heran; das Stück zunächst der äussern Haut ist ganz bestimmt solid. Gleich nach dem Abgange vom Schlunde durchsetzt das Rohr in einer gebrochenen Linie ein grosses Epithellager von dreieckiger oder viereckiger Form und zwar nahe am dorsalen Rande desselben. Dieses Epithellager stellt, wie oben erwähnt, auch einen Rest des früher dorsalwärts ausgebuchteten dritten Kiemenspaltes dar. Von dem untern, spitz ausgezogenen Ende dieses Epithellagers geht der epitheliale Strang der Thymus-Anlage aus, über dessen Verschiebung und Verlängerung wir oben ausführlich berichtet haben. Derselbe zeigt in seiner ganzen Länge ein deutliches Lumen, umgeben von einem schönen, mehrschichtigen Epithel (vergl. Fig. 11 Th.); doch communicirt dasselbe mit dem Lumen des am obern Rande des Epithellagers gelegenen Restes der dritten Kiemenspalte nicht. Bei Embryonen von etwas über 20 mm S. S. sind die Schlund- und die Hautverbindungen des Restes der dritten Kiemenspalte geschwunden, nur ein zipfelförmig ausgezogener, übrigens noch hohler, lateraler Fortsatz des Epithellagers erinnert an die frühere Hautverbindung. Das Epithellager hat eher noch an Ausdehnung gewonnen. Der aus seinem untern Ende hervorgehende Thymusstrang lässt im dorsalen Abschnitt kein deutliches Lumen mehr erkennen, erst gegen das unterste, medialwärts abgebogene Ende desselben, das dicht am Pericard zur Seite der Austrittsstelle der Aorta aus demselben liegt, zeigt der Strang noch eine deut-

liche Lichtung. Dieses ventrale Ende der Thymus-Anlage erscheint unregelmässig conturirt, es ist im Anfang schwer zu unterscheiden, ob die Vorsprünge der Contur auf Sprossenbildung des Epithellagers oder auf eine Aufknäuelung desselben zurückzuführen sind.

Bei Embryonen von 25 S. S. ist das Epithellager, welches das vordere Ende der Thymusanlage darstellt, noch sicher neben dem Kehlkopf zu erkennen; an dem Herzende sieht man jetzt deutlich, dass das anfangs einfache Rohr seitliche, solide Aeste zu treiben anfängt, ganz nach der Art, wie sich sonst eine Drüsenanlage verzweigt.

Bei einem Embryo von 35 mm S. S. hat der ganze, am Halse vor den grossen Blutgefässen herabziehende Strang der epithelialen Thymus-Anlage seitliche Sprossen getrieben, das vordere Epithellager dagegen hat sich verloren und der Strang endet vorn zugespitzt an der Aussenseite der Cartilago Thyreoidea etwa auf Querschnitten, die den untern Rand der Giessbeckenknorpel treffen. Merkwürdigerweise nimmt die Sprossenbildung gegen das Herzende zu wieder ab, so dass die Thymus-Anlagen als zwei feine, dicht aneinander gelagerte Epithelröhren dorsal hinter dem Manubrium sterni wegziehen, um dann in einen mächtig verzweigten Epithelbaum, das eigentliche Herzende, einzumünden. Jetzt ist in der ganzen Anlage nirgends mehr ein Lumen zu erkennen.

Die weitere Entwicklung der Thymus habe ich nicht verfolgt.

Der Vergleich der auf vorstehenden Seiten niedergelegten Darstellung der Entwicklung der Thyreoidea mit den Angaben Wölfler's zeigt, dass ich seine Schilderung nur in einem Puncte bestätigen kann, nämlich in dem Bilde, das er von der Beschaffenheit der zweiten (W.'s erster) Kiementasche bei Schweinsembryonen von 9 mm Länge entwirft und das er auf p. 17 mit einer zweckmässigen, schematischen Figur erläutert hat. Nur finde ich die dorsale Fortsetzung der Kiementasche (c. bei W.) nicht rinnenartig gegen die Mundhöhle geöffnet, sondern blindsackförmig ausgebuchtet. Durchaus bestreiten muss ich aber die Ansicht W.'s, dass das Sagittalschnittbild des medialen Endes der rinnenartigen ventralen Fortsetzung der Kiemenspalte im Boden der Mundhöhle die Grundlage für die Behauptung der Autoren Remak, Müller, Sessel, Kölliker u. A. m., dass die Thyreoidea aus einer medianen Ausbuchtung

der ventralen Schlundwand entstehe, abgegeben habe; ein Querschnitt, wie der in Fig. 10 abgebildete, hätte Wölfler überzeugt, dass zwischen jenen rinnenartigen Fortsetzungen der zweiten Kiemenspalten eine an der Medianebene gelegene, gesonderte Thyreoidea-Anlage existirt, die durchaus nicht von jenen herzuleiten ist. Die Stütze, die W. seiner Anschauung durch den Bezug auf die Figuren Moldenhauer's (Nr. VII p. 125) zu geben sucht, fällt in sich selbst zusammen, da bei dem zweitägigen Hühnerembryo, dem die eine Moldenhauer'sche Serie entnommen ist, überhaupt erst eine, und zwar die erste Schlundtasche, die tubotympanische, gebildet war. Die seitliche Ausstülpung, die diese darstellt, hat gar nichts mit der weiter nach hinten folgenden Vertiefung im Boden des Vorderdarms, aus der sich nach Moldenhauer Thyreoidea und Lunge hervorbilden sollen, zu thun. Die zweite Serie Moldenhauer's (l. c. Taf. VII Fig. 11—19) enthält wieder nur die erste, die tubotympanische Schlundtasche, und zu allem Ueberfluss von dieser vollkommen getrennt, in Fig. 18 und 19, in denen die Schlundtasche gar nicht mehr sichtbar ist, eine kleine, mediane, sackförmige Ausstülpung in den Boden der Mundhöhle, — die vordere Anlage der Thyreoidea.

Dass aber diejenige Schlundspalte, welche die von Moldenhauer beschriebene Form hat, und die er selbst (vergl. seine Fig. 1) hinter das Ohrbläschen verlegt, die zweite und nicht die erste ist, darauf habe ich schon oben (Seite 272 Anm. 1) ausdrücklich hingewiesen. Aus der ausführlichen Darstellung meiner Befunde ergiebt sich aber, dass ich auch dem Epithel der zweiten Schlundspalte keine Betheiligung am Aufbau der Thyreoidea-Anlage zugestehen kann. Die zweite Kiemenspalte vergeht vollkommen, ohne Spuren zurückzulassen. Die Hauptursache, die W. zu einer so irrigen Anschauung verführt hat, scheint mir in der Wahl der Schnittrichtung zu liegen. Jeder, der sich mit solchen Objecten selbst arbeitend beschäftigt hat, weiss, wie äusserst schwierig die Orientirung an Sagittalschnittserien ist. Ich glaube, ich kann nach dem Gesagten darauf verzichten, eine entsprechende Umdeutung jeder einzelnen Figur W.'s vorzunehmen, theilweise ist mir eine solche auch ganz unmöglich; nur einiges will ich besonders hervorheben. Die mit Auswüchsen bedeckte Schnittfigur der zweiten Kiemenspalte (Taf. II Fig. 9 und 12 W's 1 Sp.) braucht durchaus nicht auf eine Proliferation des Epithels derselben bezogen zu werden, sondern erklärt

sich wohl daraus, dass die Schlundtasche eine sehr complicirte Form mit mannigfachen, oben beschriebenen Ausbuchtungen und Vorsprüngen besitzt und daher in einem sie ganz schräg treffenden Schnitte keine einfache Schnittcontur aufweisen kann, ja mitunter mehrfach angeschnitten werden muss. Die specielle Auflösung jeder einzelnen Schnittfigur halte ich, nachdem ich die Form der Schlundspalte plastisch dargestellt habe, nicht für nöthig, übrigens, wie gesagt, auch für recht schwierig. Fig. 17 W.'s soll das Kiemenspaltenepithel in Proliferation zeigen. Ich kann dieser gegenüber nur sagen, dass die Epithelstränge in derselben mir merkwürdig mangelhaft begrenzt erscheinen; während die Schlundspalte selbst scharfe Ränder zeigt, so dass der Verdacht nahe liegt, es handle sich hier um eine falsche Auffassung eines vielleicht in der Färbung nicht scharf genug differenzirten Präparates, so dass an Stellen, wo Epithel- und Bindesubstanzgrenzen schräg zur Schnittfläche anstehen, die Grenze übersehen ist. Es ist bekannt, dass bei Säugethierembryonen die Abgrenzung vom Epithel und dem kernreichen Bindegewebe mitunter bedeutende Schwierigkeiten macht und nur bei scharfen Tinctionen gelingt. Ueber die weitere Ausbildung der Schilddrüsenanlage, über die Netzform der Zellbalken hinaus, habe ich keine Untersuchungen angestellt und habe daher auch keine Veranlassung, auf die W.'sche Darstellung derselben hier näher einzugehen.

Stieda hat sich das grosse Verdienst erworben, den Zusammenhang der Schilddrüssen-Anlage mit zwei von einer der letzten Kiemenspalten jeder Seite ausgehenden drüsenförmigen Ausstülpungen, die den Anfang der Trachea oder das Ende des Kehlkopfes umfassen, richtig erkannt zu haben. Ihm ist nur entgangen, dass dieselben sich mit einer schon früher vorhandenen medianen Anlage secundär verbinden, obgleich auch ihm (vergl. IV p. 17 Zeile 10—14) der Mangel der Verbindung der beiden seitlichen Anlagen der Schilddrüse mit dem Mittelstück an seinen Querschnitten durch Schweinsembryonen aufgefallen war. Die Verbindung, die er bei offenbar für die Entscheidung dieses Punctes zu alten Schafen auffand (cf. Fig. 10), verleitete ihn zu der Annahme, „dass das Mittelstück sehr früh aus den seitlichen Anlagen hervorwächst.“ Auch ist es dem Autor nicht gelungen, die Kiemenspalte zu bestimmen, von der die Ausstülpung ausgeht. Irrthümlicherweise

lässt er die Thyreoidea von derselhen Kiemenspalte, wie die Thymus auswachsen. Meine Schnittbilder stimmen in vollkommen genügender Weise mit denen Stieda's überein, nur in einzelnen untergeordneten Puncten finden sich Differenzen. In Fig. 3 Taf 1, die eine vollkommen richtige Darstellung der kolben- oder birnförmigen paarigen hintern Schilddrüsen-Anlagen giebt, ist die Contur derselben mit einer grossen Anzahl unregelmässiger Vorsprünge besetzt, trotzdem steht die Anlage noch mit dem Epithel der Schlundspalte in Zusammenhang; ich fand die Anlagen, wenn ihre Contur so stark unregelmässig wurde, meist schon abgelöst, doch können hierin leicht individuelle Verschiedenheiten vorkommen. Fig. 6 Taf. 2 von einem 6 mm langen Schafembryo zeigt die birnförmigen, hohlen, hintern Thyreoidea-Anlagen genau so, wie ich sie bei Schweinsembryonen beschrieben habe, nur sind dieselben nicht, wie Stieda glaubt, secundäre Ausstülpungen der Thymussäckchen, sondern entstehen selbständig hinter denselben, wahrscheinlich von Resten der vierten Kiemenspalten. Fig. 10 Taf. 2, Schafembryo von 14 mm Länge, zeigt, wie schon oben erwähnt, die unpaaren Thyreoidea-Anlagen in Verschmelzung mit der medianen Anlage begriffen. Zufällig hängen auf diesem Schnitte die Seitentheile der letzteren in der Mitte nicht zusammen, ein Umstand, der vielleicht Stieda in der Annahme, dass die mittleren Theile aus den seitlichen hervorwachsen, bestärkt hat. Auch konnte ich bestätigen, dass das dorsale Ende der seitlichen Thyreoidea-Anlage in diesem Entwickelungsstadium noch einen Gang mit einem deutlichen Lumen darstellt. Eine epitheliale Anlage der Carotidendrüse, wie sie St. abbildet und beschreibt, habe ich nicht finden können. An dem dorsalen Ende der paarigen Thyreoidea-Anlagen fand ich, wie oben bemerkt, oft einen seitlich abgebogenen Epithelfortsatz (vergl. Fig. 13 und 14), der genau der Stieda'schen Anlage der Carotidendrüse (vergl. bei diesem Taf. 2 Fig. 10 gl. c.) entspricht, vermochte aber keine Weiterentwicklung desselben wahrzunehmen; ich bin eher geneigt, falls derselbe sich mitunter abschnüren und vergrössern sollte, die dorsalen, accessorischen Schilddrüsen von demselben herzuleiten. Fig. 11 entspricht meiner Fig. 14. In Bezug auf die netzförmige Auflösung der primären epithelialen Schilddrüsen-Anlage muss ich mich entgegen Kölliker der Darstellung W. Müller's anschliessen. Auch His hat die paarigen Anlagen in der Thyreoidea gesehen, aber, wie es scheint, mit auf die Thymus bezogen. Der untere (meiner

Nomenclatur nach hintere) Epithelstrang, den er I p. 56 beschreibt, der nach auswärts vom fünften Aortenbogen liegt, ist dieser seiner Lage nach identisch mit der seitlichen Thyreoidea-Anlage. His bemerkt auch noch dazu: Diese auf dem Durchschnitt geschlossen aussehenden Epithelfiguren scheinen übrigens die blinden Endbuchten der dritten und vierten Schlundspalten zu sein. Das unter b p. 882 (VIII) von Kölliker bei einem 14tägigen Kaninchenembryo beschriebene „thymusähnliche Organ an der ventralen Seite der noch sehr unentwickelten Thyreoidea dicht am vordersten Arcus aortae von 0,13 mm Länge, 54 μ Dicke“ ist sehr wahrscheinlich auf die seitlichen Schilddrüsen-Anlagen zu beziehen. Kölliker setzt noch hinzu: „Dieses Organ lag so dicht an den Schilddrüsen an, dass ich dasselbe zuerst für einen Theil desselben hielt, wogegen starke Vergrösserungen leicht den verschiedenen Bau nachwiesen.“ Diese Verschiedenheit des Baues der paarigen Schilddrüsen-Anlagen von dem der mittleren ist aber, wie oben zu lesen, in der That anfangs vorhanden. In wieweit die älteren Angaben Huschke's, der die Schilddrüse als paarige Anlagen vom ersten Kiemenbogen ableitet, und die von Stieda citirten Arnold'schen Angaben Beziehungen zu den von Stieda gefundenen paarigen Anlagen, die ich auf die vierten Kiemenspalten zurückführe, besitzen, vermag ich nicht zu entscheiden. — Jedenfalls scheint es allen bisherigen Autoren entgangen zu sein, dass die Schilddrüse durch Verschmelzung aus zwei ursprünglich unähnlichen, getrennten Bestandtheilen, einem unpaaren und einem paarigen, entsteht, wie ich dies oben ausführlich dargelegt habe. Dass die von mir gefundene Entwickelungsweise auch für das Schaf gilt, beweisen die Untersuchungen Stieda's, der die seitlichen Anlagen der Drüse auch bei diesen auffand. Aus einer His'schen Notiz geht es, wie oben bemerkt, mit grosser Wahrscheinlichkeit hervor, dass dieselben Anlagen auch beim menschlichen Embryo vorhanden sind. Ich bin fest überzeugt, dass die Bildungsweise der Drüse bei allen Säugethieren die gleiche ist und habe dieser Ueberzeugung dadurch Ausdruck gegeben, dass ich im Titel nicht „Die Derivate der embryonalen Schlundbogen und Schlundspalten von sus scropha“ sondern „der Säugethiere“ schrieb, obgleich meine eigenen Untersuchungen sich nur auf Embryonen jener einen Art erstreckten.

Für alle übrigen Wirbelthierklassen ist durch die ausgezeichnete Arbeit W. Müller's (XI) das Vorhandensein einer medianen

Schilddrüsen-Anlage mit Sicherheit nachgewiesen; — in wie weit auch die paarigen Anlagen vorkommen und welche Einflüsse deren Vorhandensein oder Fehlen auf die Form der Drüse bei den einzelnen Klassen hat, das bedarf einer erneuten Untersuchung, zu der mir, hoffe ich, das nächste Frühjahr Musse und Material bringen wird. Dann denke ich auch an Säugethierembryonen aus andern Familien, namentlich an den leicht in vollständiger Serie zu erreichenden Kaninchenembryonen ergänzende Untersuchungen anstellen zu können. Bis dahin will ich mich jeder vergleichenden und speculativen Betrachtung über die immerhin merkwürdige Bildungsweise der Schilddrüse enthalten und versage mir auch, so verlockend es erscheint und so sehr Herr Professor Hasse in der Discussion dazu anregte, eine Erklärung der bekannten Varietäten der Schilddrüse, sowie des Vorkommens von Nebenschilddrüsen auf meine Befunde zu gründen.

Kölliker (Nr. VIII p. 876 u. folg.) hat bekanntlich zuerst auf den epithelialen Bau der embryonalen Thymusanlagen der Säugethiere aufmerksam gemacht, und ausserdem auch erkannt, dass diese Gebilde unzweifelhaft umgewandelte Kiemenspalten sind, nur blieb er ungewiss, „welche von den hintern Kiemenspalten, die zweiten, dritten oder vierten“ zur echten Thymus sich umbilden. His hat die Kölliker'sche Angabe bestätigt und Stieda den directen Zusammenhang des Thymusschlauches mit einem Kiemenspaltenreste nachgewiesen. Ich konnte in Obigem die Darstellungen des letzteren Autors in allen wesentlichen Puncten bestätigen und weiter ausführen, auch gelang es mir festzustellen, dass es die dritte Kiemenspalte ist, von der sich die Thymus ausstülpt und dass dieselbe nicht mit der seitlichen Thyreoidea-Anlage zusammenhängt.

Die Darstellung, die ich oben von der Entwicklung der Zunge gegeben habe, weicht von der, die in jüngster Zeit His vertritt, in manchen Beziehungen ab. Ich verweise deswegen nochmals ausdrücklich auf die Figg. 6—9, die das von mir Beschriebene, glaube ich, in genügender Weise illustriren. Vor allen Dingen muss ich eine wesentliche Betheiligung des ventralen Endes der dritten Kiemenbogen am Aufbau des Organs in Abrede stellen; vielleicht hat man mitunter den in Fig. 7 sichtbaren Querwulst am Hinterrande meines Schaltstückes als zweiten Kiemenbogen gezählt und gelangte so dazu, dem dritten eine grössere Bedeutung

zuzumessen. Ein Stadium, wie das von Embryo α von His, bei dem die Anlage der Thyreoidea das vordere Ende einer Längsfurche darstellt, deren weitere Fortsetzung in den Kehlkopfschlitz und die Lungenanlagen führt, habe ich nicht gesehen. Die Schnittdicke von $^1/_{10}$ mm, die His benutzt hat, scheint mir für so kleine Objecte zu stark. His (I p. 84) meint, dass das oberste (vorderste) Schlundbogenpaar sich an der Bildung der Zunge nicht oder höchstens mit seinem hinteren (unteren) Grenzabschnitte betheilige; ich muss im Gegentheil constatiren, dass der ganze Körper der Zunge aus dem Schaltstücke, das zwischen den Unterkieferfortsätzen der ersten Kiemenbogen und den nach hinten convergirenden Enden der zweiten gelegen ist, hervorwächst, während die zweiten Schlundbogen sammt dem sie verbindenden Theile des medianen Längskammes nur die Zungenwurzel liefern. Jenes Schaltstück ist aber wohl eher zum ersten, als zum zweiten Kiemenbogen zu rechnen. Auch Dursy's und Kölliker's Schilderungen werden durch meinen Befund nicht ganz bestätigt. Dursy's Fig. 18 Taf. 1 stimmt auffällig mit meiner Fig. 7, noch mehr aber der Text; denn D. bemerkt (Nr. XII) p. 121: „Der dem ersten Schlundbogen aufliegende Zungenkörper besteht aus zwei sich nach hinten verschmälernden Seitenwülsten, die durch ein breites Thal von einander geschieden werden. Im Grunde der letzteren bemerkt man eine keilförmig sich einschiebende breite Leiste, welche hinten in die Zungenwurzel übergeht. Die beiden seitlichen Erhebungen und die Leiste dazwischen sind an meiner Fig. 7 ebenfalls zu sehen, sie stammen vom Schaltstücke, ausserdem gehören aber zu diesem die zunächst nach hinten folgenden Querwülste, so dass sich mir sehr stark der Verdacht aufdrängt, Dursy habe dieselben (mit dem Buchstaben c) fälschlich als zweite Kiemenbogen gezählt. Ist diese Vermuthung richtig, so blieben auch bei Dursy nur die zweiten Kiemenbogen mit ihrem Copularstücke als Bildner der Zungenwurzel übrig. Als Rest der dritten Kiemenbogen, die nach meinem Befunde sich nicht wesentlich am Aufbau der Zunge betheiligen, sondern im Wachsthum zurückbleiben und später atrophiren, ist vielleicht in Dursy's Figur der kleine Querwulst auf der linken Seite am Hinterrande des zweiten (bei ihm dritten Kiemenbogens, Buchstabe d) zu deuten. Auffallend ist das geringe Längsmaass des Dursy'schen Rindsembryos 11,5 mm im Vergleich mit dem Fig. 7 zu Grunde liegenden Schweinsembryo (13 N. L.). Am Besten stimmen meine Figuren

mit denen der Reichert'schen Arbeit (X), die vor 45 Jahren erschienen ist, überein. Man vergleiche X Taf. VII Fig. 10—14 mit meinen Figg. 6—8; nur die Längsmaasse unserer Figuren sind etwas verschieden. Reichert beschreibt genau das Schaltstück zwischen den ventralen Enden des ersten und zweiten Kiemenbogenpaares (l. c. p. 158) und weiss, dass dieses „gleichschenklige Dreieck sich nach und nach in das Geschmacksorgan umwandelt" Reichert kennt dann die die ventralen Enden der Schlundbogen verbindende mediane Leiste (siehe Erklärung von Fig. 10 u. 11) und die Umbildung des hintern Endes derselben in die Epiglottis. Die Betheiligung der zweiten Kiemenbogen am Aufbau der Zunge bleibt bei Reichert im Unklaren, obgleich aus seinen Figuren die Bildung der Zungenwurzel aus denselben sich ziemlich deutlich erkennen lässt. Auch die Schicksale der ventralen Enden der dritten Kiemenbogen scheint Reichert nicht weiter verfolgt zu haben. — Die Epiglottis entsteht nach meiner Darstellung aus dem die dritten (und vielleicht auch die vierten) Kiemenbogen verbindenden Stücke der medianen Leiste, während die ventralen Enden der dritten Kiemenbogen selbst allmählich verschwinden.

Ein kurzes Resummé über die in dieser Arbeit gewonnenen Resultate ist in dem Referate des Vortrages enthalten, den ich am 1. December c. vor der medicinischen Section der schlesischen Gesellschaft für vaterländische Cultur gehalten habe; es liegt desshalb, glaube ich, kein Bedürfniss vor, an dieser Stellle ein solches zu wiederholen.

Breslau, im December 1882.

Citirte Literatur.

1. W. His, Anatomie menschlicher Embryonen. I. Embryonen des ersten Monats. Mit Atlas. Leipzig 1880.
2. — — II. Gestalt und Grössenentwicklung bis zum Schluss des zweiten Monats. Leipzig 1882.
3. — — Mittheilungen zur Embryologie der Säugethiere und des Menschen. Taf. XI und XII Archiv für Anatomie und Physiologie, anat. Abth. 1881.
4. L. Stieda, Untersuchungen über die Entwicklung der glandula thymus, glandula thyreoidea und glandula carotica. 2 Taf. Leipzig 1881.

5. A. Wölfler, Ueber dic Entwicklung und den Bau der Schilddrüse. 7 Taf. und 4 Holzschnitte. Berlin 1881.
6. A. Sessel, Zur Entwickelungsgeschichte des Vorderdarms. Taf. XX u. XXI Archiv für Anatomie und Physiologie, anat. Abth. 1877.
7. W. Moldenhauer, Die Entwicklung des mittleren und des äusseren Ohres. Taf. VI—IX und 2 Holzschnitte. Morphol. Jahrbuch III.
8. A. Kölliker, Entwickelungsgeschichte des Menschen und der höhern Thiere. 2. Aufl. Leipzig 1879.
9. F. M. Balfour, Handbuch der vergleichenden Embryologie, übersetzt von Vetter. B. II. 1881.
10. C. Reichert, Ueber die Visceralbogen der Wirbelthiere im Allgemeinen und deren Metamorphose bei den Vögeln und Säugethieren. Archiv für Anatomie und Physiologie. 1837.
11. W. Müller, Ueber die Entwicklung der Schilddrüse. Jena'sehe Zeitschrift B. VI, p. 428. 1871.
12. E. Dursy, Zur Entwickelungsgeschichte des Kopfes des Menschen und der höhern Wirbelthiere. Tübingen 1869.

Erklärung der Tafeln X und XI.

Alle Figuren sind nach Präparaten von Schweinsembryonen gezeichnet; es ist desshalb im Folgenden einfach Embryo = Schweinsembryo zu setzen.

Für alle Figuren gültige Bezeichnungen.

C. = Gehirn.
ch. = Chorda dorsalis.
Au. = Auge.
N. = Nase.
H. = Herz.
Hw. = Aeussere Wand der Pericardialhöhle.
P. = Pericardialhöhle.
Hv. = Herzvorhof.
Aw. = Aortenwurzel.
I—IV oder A_1—A_4 = erster bis vierter Aortenbogen.
G. = Gefässe.
M. = Mundhöhle.
R. = Rachen.
La. = Kehlkopf.
Al. = Aditus laryngis.

Tr. = Trachea.
Eg. = Epiglottis.
Kb_{1-4} = erster bis vierter Kiemenbogen.
Kx. = Schaltstück zwischen dem ersten und zweiten Kiemenbogen.
m L. = mediane Leiste zwischen den ventralen Enden der zweiten bis vierten Kiemenbogen.
Z. = Zunge.
Zk. = Zungenkörper.
Zw. = Zungenwurzel.
iK_{1-4} = innere erste bis vierte Kiemenfurche.
eK_{1-4} = äussere erste bis vierte Kiemenfurche.
Ks_{1-4} = erste bis vierte Kiementasche.
Th. = epitheliale Thymusanlage.
mS. = mediane oder vordere epitheliale Anlage der Thyreoidea.
lS. = laterale oder hintere epitheliale Anlage der Thyreoidea.

Tafel X.

Fig. 1. Kopfende eines Embryos von 7 mm N. L. in der Seitenansicht. Derselbe ist vor dem Erhärten beim Loslösen des Amnion's spiralig gedreht worden, dabei wurde das Herz stark nach der in der Zeichnung vorliegenden Seite herausgedrängt. x ein zwischen Kopf und Herz eingeklemmter Amnionfetzen. — conc. Pikrins.-Alk. — Vergrösserung 15fach.

Fig. 2. Kopfende eines Embryos von 11 mm N. L. in der Seitenansicht. — Chromsäure-Alkohol. — Vergrösserung 15fach.

Fig. 3. Stück des Kopfendes von einem Embryo von 13 mm N. L. in der Seitenansicht. — Von 2 führt eine Linie ungefähr zu dem Punkte am hintern Rande des zweiten Kiemenbogens, an dem das Ende der zweiten Kiemenspalte das Epithel der äussern Haut in der zweiten äussern Kiemenfurche erreicht (nach dem Modell eingezeichnet). Der Punkt unter dem Ende dieser Linie ist die Stelle, wo jetzt das Ende des dritten Kiemenspaltrestes mit der Epidermis verschmolzen ist. — Müller'sche Fl. — Alkohol. — Vergr. 15fach.

Fig. 4. Stück eines Wachsmodells, das nach einer Schnittserie durch den Kopf eines Embryos von 7 mm N. L. (aus derselben Tracht, wie der von Fig. 1) in 60facher Vergrösserung gearbeitet ist. Es wurden die ganzen Schnitte auf die der Flächenvergrösserung entsprechend dicken Wachsplatten aufgezeichnet und dann Mundrachenhöhle und die Kiemenspalten so ausgeschnitten, als wenn denselben der Epithelüberzug fehlte; dieselben erschienen also, nachdem die Platten mit-

einander richtig verklebt waren, als relativ zu weite Räume. An den wichtigsten Stellen wurde die Verklebung nicht vollkommen ausgeführt, so dass eine Trennung des Modells in einzelne Stücke möglich blieb. So ist für die vorliegende Figur das Modell in einer Schnittebene (2*) auseinandergenommen, die den Hinterrand der zweiten innern Kiemenfurche trifft. — Man blickt von hinten und ein wenig von rechts auf die Schnittebene; nur die linke Hälfte des Modell-Stückes ist dargestellt. Die Decke der Mundhöhle (mit Gehirn, Chorda u. s. w.) ist durch einen Schnitt, dessen Fläche in 1* in der Verkürzung zu sehen ist, abgetrennt; ausserdem ist der eigentlich in das hintere (nicht dargestellte) Stück des Modells fallende hinterste Theil des zweiten Kiemenbogens durch einen schrägen Schnitt (Fläche 3*), der sich ventralwärts zwischen α und β in die zweite äussere Kiemenfurche fortsetzt, abgenommen und auf das vorliegende Stück, um wenigstens die laterale Wand der Kiementasche vollständig zu machen, aufgeklebt. Denkt man sich den zwischen den weissen punctirten Linien liegenden Streifen ausgefüllt; so wird damit die zweite innere Kiemenöffnung vollkommen begrenzt, man sieht, wie dieselbe von der Seitenwand der Mundhöhle aus tief in den Boden zwischen zweiten und dritten Kiemenbogen (Kb_2 und Kb_3) bis nahe an die mediane Leiste (mL.) einschneidet. Unter 3* führt der weisse Pfeil in die Fortsetzung der Kiementasche, die über das Niveau der Decke der Mundhöhle nach oben ausgebuchtet ist (vergl. auch Fig. 10). Zwischen α und β am hintern Rande der Kiementasche mündet dieselbe nach aussen d. h. revera verschmilzt ihr Epithel mit dem der zweiten äussern Kiemenfurche. An demselben Modell war auch die Herzwand (Hw.), die grossen Gefässe (Aw. u. II), sowie die Herzhöhlen ausgearbeitet, letztere sind aber nicht mehr in der Zeichnung enthalten. II deutet auf das vordere Ende des ventralen Stammes der rudimentären zweiten Aortenbögen.

Fig. 5. Das sich an Figur 4 anschliessende Stück desselben Modells von 16 mm Dicke. Man blickt von hinten und ein wenig von links und oben auf die Schnittebene, die durch den Hinterrand der dritten Kiementasche (Ks_3) geht. Wieder ist der abgeschnittene Rest des dritten Kiemenbogens (Kb^3) von dem nächstfolgenden Stücke fortgenommen und auf das vorliegende aufgeklebt; der Wulst, auf den die Linie von Kb_3 weist, ragt also über die Schnittfläche * gegen den Beschauer heraus. Zwischen α und β findet die Ausmündung der dritten Kiementasche statt. γ ist die Leiste auf der vordern Wand derselben, die den nach oben ausgebuchteten Raum abgrenzt. Der weisse Pfeil zeigt in die nach innen, vorn und ventralwärts gerichtete Ausstülpung der Kiementasche, die die Anlage der Thymus darstellt. IV deutet auf die schräg angeschnittenen vierten Aortenbogen, die innerhalb des vorliegenden Modellstückes sich miteinander

und gleichzeitig mit der Ursprungsstelle der dritten Aortenbogen vereinigen.

Fig. 6. Boden der Mundhöhle von einem Embryo von 11 mm N. L. (aus derselben Tracht, wie Fig. 2) 15 mal vergrössert.

Fig. 7. Boden der Mundhöhle von einem Embryo von 13 mm N. L. (aus derselben Tracht, wie der von Fig. 3), beinahe 15mal vergrössert.

Fig. 8. Boden der Mundhöhle von einem Embryo von 15 mm N. L. (16 S. S.); beinahe 15mal vergrössert.

Fig. 9. Boden der Mundhöhle von einem Embryo von 17 mm N. L. (19 S. S); beinahe 10mal vergrössert. Man sieht senkrecht auf die Zungenwurzel, in Folge dessen erblickt man das Vorderende der schon sehr gewölbten Zunge in starker Verkürzung.

Tafel XI.

Fig. 10. Schnitt durch den Kopf eines Embryos von 7 mm N.L. (wie Fig. 1, 4 und 5) mit der medianen vordern Anlage der Thyreoidea. Der Raum der zweiten Kiemenspalte Ks_2 war auf diesem Schnitte schon von der Mundhöhle M. abgetrennt; ich hielt es für zweckmässig, in der Figur die Verbindung beider nach dem zunächst vorhergehenden Schnitte wiederherstellen zu lassen. * Reste der auch auf diesem Schnitte noch getroffenen hintern Wand der zweiten innern Kiemenöffnung, man braucht sich die freien Spitzen beider Reste nur vereinigt zu denken und man erhält den Raum der zweiten Kiemenspalte wieder vollkommen abgeschlossen. o Blindsackartige Ausstülpung der zweiten Kiemenspalte dorsalwärts über die Decke der Mundhöhle hinaus. — Vergrösserung 50fach.

Fig. 11. Schnitt in der Höhe der vorderen medianen Thyreoidea-Anlage von einem Embryo von 16 mm N. L. (18 mm S. S.). Die Balken des Epithelnetzes sind an manchen Stellen, z. B. am rechten Ende der mS. etwas von der bindegewebigen Grundlage abgelöst. Der Thymusschlauch Th. ist an zwei Stellen getroffen. III Ventraler Theil des dritten Aortenbogens = ca, Arteria carotis communis. — rv = Anlage des Remus recurrens vagi. 70mal vergrössert.

Fig. 12. Aus derselben Serie 13 Schnitte ($^1/_{50}$ mm Dicke) hinter den vorigen. Zwischen dem Ende der im vorigen Bilde dargestellten medianen Schilddrüsenanlage (mS.) und dem Anfang der in dieser Figur gezeichneten lateralen Schilddrüsen-Anlage liegen 6 Schnitte, in denen nichts von beiden Drüsenanlagen zu sehen ist. Da das ventrale Ende der kolbenförmigen, seitlichen Schilddrüsen-Anlage in diesem Schnitte nicht mehr enthalten war, wurde es aus den folgenden vier Schnitten ergänzt. rv. = Anlage der ramus recurrens vagi. — sd. Arteria subclavia dextra. — ap. = Stamm der Arteria pul-

monalis. Links neben der Art. subcl. dextr. liegt ein kleines Gefäss, dessen Bedeutung ich nicht kenne. — Vergrösserung 70fach.

Fig. 13. Rechte Hälfte der Schilddrüse eines Embryos von 21,5 mm S. S. laterale (lS.) und mediane (mS.) Anlage sind in der Verschmelzung begriffen. — Vergrösserung circa 80fach.

Fig. 14. Linke Hälfte der Schilddrüse eines Embryos von 21 mm S. S. (aus derselben Tracht, wie der von Fig. 13). Die einzelnen miteinander verschmelzenden Zellbalken der medianen und lateralen Schilddrüsen-Anlage waren in diesem Präparate distincter, als in dem, das dem vorhergehenden Bilde zu Grunde lag. Das dorsale Ende der lS, mit dem deutlichen Lumen ist aus einem benachbarten Schnitte ergänzt.

Ueber die Muskelspindeln nebst Bemerkungen über Structur, Neubildung und Innervation der quergestreiften Muskelfaser.

Von

Dr. **L. Bremer**.

Hierzu Tafel XII und XIII.

In den fünfziger Jahren, bis zu Anfang der sechziger drehte sich der Streit über die Bildungsweise der quergestreiften Muskelfaser vorzugsweise um den ein- oder mehrzelligen Ursprung derselben. Lebert, Remak und Kölliker vertraten den einzelligen Standpunkt, während zu der älteren Schwann'schen Lehre von den Spindelzellen, die sich mit den Spitzen aneinanderreihen und so verschmelzen sollten, Margo's Lehre von den „Sarcoplasten" trat. Diese sollten in einem kernhaltigen Blasteme entstehen, sich dachziegelartig nebeneinander legen und so verschmelzend ein Primitivbündel bilden; und zwar sollte eine derartige Neubildung nicht

nur im Embryo, sondern auch im wachsenden und erwachsenen Thiere stattfinden.

Einen neuen Anstoss zu fortgesetzter Discussion der Frage gaben die Untersuchungen Weismann's[1]).

Die Hauptergebnisse dieser Arbeit waren, dass es eine Muskelfaserneubildung im ausgewachsenen Thiere gibt, dass dieselbe theils durch Randabspaltung, theils durch Zweitheilung zu Stande komme, und dass ein physiologisches Zugrundegehen von Mutterfasern bei diesem Processe stattfinde.

Obwohl man jetzt in Bezug auf den einzelligen Ursprung der Muskelfaser beim Embryo so ziemlich einig ist, herrscht über die Weismann'schen Angaben immer noch eine beträchtliche Meinungsverschiedenheit. Sie sind theilweise verificirt, theilweise bestritten worden.

Zu Resultaten, die den Weismann'schen entgegengesetzt sind, gelangten in neuerer Zeit Petrowsky[2]), der die Theilung an ganz entwickelten Muskelfasern bestreitet und meint, die Neubildung müsse auf irgend eine andere Weise stattfinden und Riedel[3]), dass das postembryonale Wachsthum der Muskeln allein auf Vergrösserung der bei der Geburt vorhandenen Fasern zurückzuführen sei.

Die Handbücher drücken sich über den Gegenstand nicht mit Bestimmtheit aus, doch scheinen sie im Allgemeinen Weismann's Auffassung zu begünstigen.

Der Grund davon, dass die Untersuchungsresultate bei verschiedenen Beobachtern so verschieden ausfielen, liegt wohl vorzugsweise daran, dass man zu oft unterlassen hat, die Jahreszeit, die Thierart und das Alter der Thiere in Rechnung zu bringen. Für eine erfolgreiche Lösung der Frage aber scheint mir die Rücksichtnahme auf diese Punkte und die richtige Auswahl von höchster Wichtigkeit zu sein. Nur so erhält man eine Reihe von histologischen Momenten, die, in geeigneter Weise gesichtet, den ganzen Process der Neubildung und des Wachsthums der Muskelfasern klarzustellen im Stande sind.

---

1) Ueber das Wachsen der quergestreiften Muskeln nach Beobachtungen am Frosch. Zeitschr. f. rat. Med. 3. Reihe X. Bd. 1861. p. 263 ff.

2) Centralblatt für die medic. Wissenschaften. 1873. S. 769.

3) Das postembryonale Wachsthum der Weichtheile. Untersuch. a. d. anatom. Instit. z. Rostock. 1874.

Ehe die Thatsache anatomisch fest stand, dass eine postembryonale Neubildung von Muskelfasern stattfindet, wusste man durch Zählung, dass ein gegebener Muskel des erwachsenen Thieres mehr Primitivbündel enthält, als der entsprechende eines jungen. Budge[1]) unterzog sich der mühevollen Arbeit, die Fasern des Gastrocnemius zu zählen und kam zu dem angeführten Resultate. Da der Gastrocnemius jedoch ein gefiederter Muskel ist, und überhaupt der Zählungsprocess trotz der besten Isolirmethoden immerhin ein schwieriger und weniger zuverlässiger sein dürfte, so kann man diesem Verfahren keine absolut beweisende Kraft beimessen. Riedel's Zählungen weisen keine Vermehrung nach. Der Beweis der Muskelfaserneubildung kann schliesslich doch nur durch directe Beobachtung des Vorganges selbst erbracht werden. Wichtig scheint mir in dieser Beziehung die Arbeit von Rollett zu sein, welcher schon im Jahre 1856 (Wiener Sitzungsber.) nachwies, dass es feine Muskelfäden gibt, welche mit freier Endspitze mitten im Verlauf des Muskelbandes liegen.

Um eine klare Vorstellung von der Neubildung von Muskelfasern im wachsenden Thiere zu erhalten, erachte ich es für nothwendig, ihre Structur in kurzen Umrissen zu beschreiben. Als Typus will ich den Froschmuskel annehmen, einfach aus dem Grunde, weil an diesem die morphologischen Eigenthümlichkeiten, auf welche es für gegenwärtigen Zweck am meisten ankommt, sich am leichtesten beobachten lassen. Die Angaben haben aber für die quergestreiften Muskeln aller Wirbelthiere Gültigkeit, und es hängt meistens nur von dem Alter der betreffenden Fasern und der Jahreszeit ab, ob sie die gleich zu schildernden Verhältnisse in mehr oder minder ausgeprägter Form aufzuweisen vermögen.

Die Untersuchungsobjecte bildeten Muskelstückchen, welche sofort nach Tödtung der Thiere mit Goldchlorid behandelt, längere Zeit der Wirkung ameisensauren Glycerins ausgesetzt wurden, doch will ich gleich hier bemerken, dass, wenn man einmal die Goldbilder gesehen hat, man auch an der frischen Muskelfaser die Structureigenthümlicheiten der Hauptsache nach mit Leichtigkeit beobachten kann.

Mit Max Schultze fasse ich die sogenannten Muskelkerne als Kerne von Muskelkörperchen auf und betrachtet letztere

---

1) Arch. f. physiolog. Heilkunde N. F. Bd. 2. S. 71.

als Zellindividuen, die aus einer wechselnden Menge von Zellprotoplasma, Kern und unter Umständen Kernkörperchen bestehen.

In älteren Muskelfasern sind die Muskelkörperchen gegen das contractile Gewebe scharf abgegrenzt, arm an Protoplasma, scheinbar unregelmässig zerstreut. In den ältesten Fasern liegen die Kerne in spindelförmigen Aushöhlungen der contractilen Substanz, oft ohne wahrnehmbares Zellprotoplasma. Sie liegen dicht unter dem Sarcolemm, erscheinen manchmal eckig und geschrumpft, wurden von Einigen als dem Sarcolemm angehörig betrachtet und schlechthin Sarcolemm-Kerne genannt, wie man jetzt noch die Kerne der Nervensegmente Neurilemmkerne nennt. Entgegen den Max Schultze'schen Angaben leugnet G. Weber[1]) ein die Kerne umgebendes Protoplasma für die Froschmuskeln überhaupt. Weber's Behauptung kann sich nur auf die ältesten Muskelfasern beziehen, für welche die oben beschriebenen Verhältnisse obwalten. Es ist sogar möglich, dass hier eine Zellmembranbildung stattfindet, welche ja nach Max Schultze nur auf ein gewisses Alter der Zelle hinweist.

An jüngeren Fasern nun (Fig. 1) zeigen die Muskelkörperchen an beiden Polen ihrer Längsachse deutliche Protoplasmafortsätze; von einer Zellmembran ist nichts wahrzunehmen. Je jünger die Muskelfaser ist, desto deutlicher und länger sind jene Protoplasmafortsätze; am besten wahrnehmbar aber sind sie an den jüngsten Fasern, die nur eine Reihe von Muskelkörperchen aufweisen, welche, meistens längs der Axe des Primitivbündels liegend, rings von contractiler Substanz umgeben sind (vgl. Taf. XII Fig. 15).

Gerlach[2]), welcher diese von ihm „Zwischensubstanzlinien" genannten Zellfortsätze mit seinem intravaginalen Nervenplexus in Verbindung bringt, scheint es entgangen zu sein, dass diese Linien, wo sie noch demonstrirbar sind (also in jungen, noch wachsenden Muskelfasern) von Muskelkern zu Muskelkern ziehen, kurz, dass sie die ineinander übergehenden Fortsätze der Muskelkörperchen sind. Diese Zwischensubstanzlinien sind wirkliche Linien oder richtiger Fäden, nicht aber Längsansichten von continuirlichen,

---

1) Ranvier's Laboratoire d'Histologie. 1874. S. 209.

2) Ueber das Verhältniss der nervösen und contractilen Substanz des quergestreiften Muskels. Arch. f. mikrosk. Anat. Bd. XIII.

protoplasmatischen, oder, wie Gerlach will, nervösen Scheidewänden, die cylindrisch die Muskelfibrillenbündel umgeben.

Durch Kölliker ist die Auffassung zur Geltung gekommen, dass ein jedes Cohnheim'sche Feld den Querschnitt eines solchen Fibrillenbündels oder Muskelsäulchens bilde und dass die Begrenzungslinien der Felder die Querschnitte der Protoplasmäntel seien. Es ist aber nie gelungen, auf Querschnitten von Muskelfasern die Querschnitte der Primitivfibrillen in den Cohnheim'schen Feldern zu demonstriren, angeblich, weil sie zu klein seien.

Unterwirft man die frische Muskelfaser (Frosch, Eidechse, Maus) der Gold-Säurebehandlung[1]), so erhält man beim Zerzupfen, oft auch durch stärkeren Druck auf das Deckglas unter andern Gewebsfragmenten eine Anzahl Bowmann'scher Discs. Dieselben weisen ebenso wie die Querschnitte gefrorener Muskelfasern die Cohnheim'schen Felder auf, wie dies schon Biedermann[2]), Gerlach[3]) und Ranvier[4]) beobachteten. Ferner aber gewahrt man in der Mitte eines jeden Feldes einen Punkt, welcher bis jetzt von den Untersuchern übersehen worden ist. Hin und wieder erscheint derselbe als ein Stäbchen. Bei stärkeren Vergrösserungen (bei Hydrophilus schon mit Hartnack Oc. 3 Syst. VII) gewahrt man radiirende Fäden, die von dem Punkte nach der Peripherie der Felder verlaufen. Die Cohnheim'schen Felder erscheinen in diesem Falle in eine Anzahl kleinerer Felder abgetheilt. Am besten konnte ich die Punkte an Querscheiben durch Maceration zerfallener Muskelfasern von Hydrophilus beobachten (vgl. Taf. XII Fig. 2 d), aber auch an den Muskeln der Amphibien, Reptilien und Säuger sind die mittelständigen Punkte constante Befunde, wenn auch, besonders bei letzteren, die radiirenden Fäden wegen der ausserordentlichen Feinheit derselben nicht immer nachgewiesen werden konnten.

Welches sind nun die den Feldern und den Punkten entsprechenden Bilder bei Längsansicht der Muskelfaser?

Betrachten wir die mehrfach erwähnten Protoplasmafortsätze

1) Dieses Archiv.

2) Zur Lehre von dem quergestreiften Bau der Muskelfaser. Wiener Sitzungsb. 1876.

3) l. c.

4) Leçons sur le système nerveux. 1878.

der Muskelkörperchen (Fig. 2 a). Ganz nahe den Kernen erscheinen dieselben als homogene Stränge, etwas weiter werden sie zackig; dann zeigen sie sich als eine Reihe kleinerer, in regelmässigen Abständen stehender, spindelförmiger, rhombischer oder knotenförmiger Körperchen, welche eventuell in Stäbchenform auftreten. Diese Körperchen, ob sie nun als Knötchen oder Stäbchen sich präsentiren, erweisen sich als in regelmässig von einander abstehenden Querfeldern stehend, wie man sich durch verschiedene Tubuseinstellung überzeugen kann. Sie fallen mit den dunklen Querbändern der Muskelfaser zusammen. Sie sind durch Quer- und Längsfäden unter einander verbunden, so dass je vier die Ecken eines Rechtecks darstellen. Je mehr die Körperchen die Knotenform besitzen, desto deutlicher sind die Quer- und Längsfäden und damit die rechteckigen Figuren, während, wenn sie als Stäbchen erscheinen, ihre Verbindungen oft schwer oder gar nicht erkennbar sind. Im ersteren Falle erscheinen die dunklen Querbänder schmal, die hellen breit, im letzteren sind die dunklen Querbänder breit, die hellen schmal. Die Querlinie im hellen Querbande theilt die Rechtecke in zwei Hälften, eine obere und eine untere.

Die Rhomben- oder Knötchenform kommt durch Schrumpfung ursprünglicher Stäbchen zu Stande. Dieselben schrumpfen nicht gleichmässig und glattkantig, weil dies an den Insertionsstellen der Querfäden nach physikalischen Gesetzen verhindert wird (vgl. Fig. 2 Schema f und g). — Je jünger die Stäbchen sind, desto leichter schrumpfen sie und werden zu Knötchen, je älter, desto leichter bewahren sie ihre ursprüngliche Form. Auch die jeweiligen Contractionszustände der Muskelfaser zur Zeit, wo dieselbe zur Behandlung mit Reagentien kommt, spielen hier zweifelsohne eine Rolle.

An Halbqueransichten, wie sich solche hin und wieder an den Schnittenden von Muskelfasern darbieten, erkennt man nun, dass die Knötchenreihen mit ihren Querfäden die Cohnheimschen Felder, von der Kante, gesehen sind. Die Knötchen selbst sind die Kreuzungspunkte der Begrenzungsfäden der Felder. Die Kreuzungspunkte stehen durch Längsfäden auch mit den entsprechenden Punkten der angrenzenden Cohnheim'schen Felder in Verbindung.

Es zieht sich also durch die ganze Muskelfaser

ein wohldefinirtes Netz, dessen Maschen auf Querschnitten als Fünfecke, bei Längsansicht der Muskelfaser als Rechtecke erscheinen.

Bei genauerer Untersuchung findet man, dass zwischen den Knötchen oder Stäbchen kleinere derartige Gebilde existiren, welche in derselben Reihe, resp. Ebene, also in den dunklen Querbändern liegen und mit jenen grösseren alterniren. Obwohl ich ihre Querverbindung mit den dickeren Knötchen nicht beobachten konnte, so ist doch ein Zusammenhang mit ihnen wahrscheinlich, wegen der auf den Querschnitten erscheinenden radiirenden Fäden. Die Längsverbindung wird durch deutlich wahrnehmbare Fäden vermittelt. Oft sieht man die Verbindungsfäden sich mit der Krause-Amici'schen Querlinie des hellen Querbandes in der Mitte der Rechtecke kreuzen, wodurch die letzteren in vier Theile zerlegt erscheinen. Die Querlinie verbindet auch die dünnen Fäden untereinander. (Vgl. zu dem Vorstehenden Fig. 1 u. 2 a b e f und g.)

Es giebt demnach in den quergestreiften Muskelfasern alternirende dicke und dünne Quer- und Längsfäden, alternirende Quer- und Längsreihen von grossen und kleinen Knötchen, ein gröberes und ein feineres Netz.

Obige Darstellung basirt auf Goldpräparaten junger Muskelfasern von Frosch, Eidechse und Maus, lässt sich aber auch an frischen, sowie an Ameisensäure- oder Alkoholpräparaten verificiren. Hydrophilus, dessen Muskeln sich schwer vergolden lassen und der sich überhaupt wegen der ausserordentlichen Dicke seiner Muskelfasern weniger gut zur Demonstration der beschriebenen Verhältnisse eignet und gewisse Structureigenthümlichkeiten bietet, die für die Wirbelthiere nicht ganz zutreffen, ist nur für die Quernetze verwendet worden, für die Netze bei Längsansicht der Muskelfaser dagegen unberücksichtigt gelassen.

In Folgendem einige erläuternde Bemerkungen.

Die Netzbildung lässt sich am besten in der Nähe der Muskelkörperchen der jungen Muskelfasern nachweisen, d. h. da, wo der Differenzirungsprocess am jüngsten ist (Fig. 2a). Je weiter von den Muskelkörperchen entfernt, d. h. je älter die differenzirte Substanz ist, desto mehr erscheint sie als die bekannten hellen und dunklen Querstreifen. In alten Muskelfasern, in welchen die Differenzirungsvorgänge beendet sind und die Muskelkörperchen ihr Protoplasma vollständig eingebüsst haben, ist es nur unter

besonders günstigen Umständen möglich, die beschriebenen Structurverhältnisse zu erkennen.

Die Gerlach'sche Sprenkelung besteht aus Knötchen und Stäbchen, deren Längs- und Querfäden durch Säurewirkung geschwunden oder minder deutlich geworden sind. Ich würde den von Biedermann vorgeschlagenen Namen Strichelung vorziehen. Keineswegs sind dieselben als Fettgranulationen oder als regellos liegende Körner aufzufassen. Nur wo die Muskelfaser gezerrt oder durch Druck lädirt wird, kommt die regellose Anordnung zu Stande. Aber selbst hier kann man sich in den meisten Fällen überzeugen, dass die Regellosigkeit nur eine scheinbare ist, hervorgerufen durch die Verschiedenheit der Grösse der einzelnen dickeren Knötchen und Stäbchenketten. Sieht man genauer hin, so findet man, dass auch die „Sprenkelungen" zu Reihen angeordnet sind und mit den dunklen Querbändern zusammenfallen. Nie konnte ich die Sprenkelung an ganz jungen Muskelfasern beobachten. Sie kommt an älteren Muskelfasern durch verlängerte Säurewirkung, wodurch die feineren Stäbchen verblassen und nur die dickeren Knötchen und Stäbchen sichtbar bleiben, zu Stande, ist also ein Kunstproduct.

Die stärkeren Protoplasmamassen, welche man auf Querschnitten von vergoldeten Muskelfasern hin und wieder zwischen den Cohnheim'schen Feldern eingelagert findet, sind die Querschnitte stärkerer Protoplasmafortsätze der Muskelkörperchen, wie denn auch die Begrenzungspunkte der Felder als Querschnitte von den Zellfortsätzen aufzufassen sind. Den stärkeren Protoplasmafortsätzen begegnet man vorzugsweise an solchen Muskelfasern, bei denen die Muskelkörperchen nicht alle an die Oberfläche gerückt sind, z. B. bei Amphibien und Reptilien.

Bei älteren Muskelfasern von Säugern liegen sie dicht unter dem Sarcolemm. Dass die Begrenzungslinie der Cohnheim'schen Felder nicht die Querschnitte von protoplasmatischen Mänteln sind, geht schon daraus hervor, dass an Muskelfasern, deren Inhalt durch Druck derartig verschoben ist, dass die Ebene der Muskelstäbchenfelder nicht mehr senkrecht, sondern in spitzem Winkel zu dem Längsdurchmesser des Muskelfadens steht, in welchem man jetzt also eine Ansicht theils von der Seite, theils von oben auf die Felder hat, die fünfeckigen Figuren der Cohnheim'schen Felder als ein continuirliches Netz hervortreten, anstatt des beschriebenen

viereckigen bei der Längsansicht. Solches, aus fünfeckigen Figuren zusammengesetzte Netz habe ich oft auf lange Strecken an einer Muskelfaser beobachten können.

Die feinen (mittelständigen) Fäden scheint schon Kölliker[1]) in der Muskelfaser des Axolotl gesehen zu haben. Er giebt jedoch keine Erklärung des Bildes und konnte auch natürlich bei seiner Auffassung von dem Bau der Muskelfaser den feinen Strichen nicht die Bedeutung beilegen, die aus meiner Darstellung hervorgeht.

Die Quer- und Längsfäden zwischen den dicken Muskelstäbchen sind schon von Heitzmann[2]) beobachtet worden, der die Muskelfaser als ein aus protoplasmatischen Fäden bestehendes Netz auffasst.

Meine Darstellung der Structurverhältnisse, die ich, dem gegenwärtigen Zwecke entsprechend, nur in groben Umrissen gegeben habe, beansprucht nicht, alle Contractionserscheinungen der quergestreiften Muskelfaser zu erklären; sie gewährt aber einen, wenn auch beschränkten Einblick in das Wachsthum der letzteren, sowie durch sie auch die Neubildung von Muskelfasern verständlich wird.

Nach Fertigstellung meines Manuscriptes kam mir eine kürzlich erschienene Arbeit von Retzius[3]) zu Händen, welche den Bau der quergestreiften Muskelfaser in sehr eingehender Weise behandelt. Da Retzius in seinen Untersuchungen zwar zu Bildern gelangte, welche ich der Hauptsache nach als zutreffend bestätigen kann, meine Auffassung dieser Bilder aber eine verschiedene ist, habe ich meine Präparate noch einmal sorgfältig geprüft, um eventuell meine Ansichten zu berichtigen. Das Resultat dieser abermaligen Prüfung ist jedoch so ausgefallen, dass ich mich zur Aufrechterhaltung meiner Auffassung von der Muskelstructur berechtigt glaube.

Eine erschöpfende Besprechung der Retzius'schen Arbeit passt nicht in den Rahmen dieses Aufsatzes. Nur in Kurzem will ich die übereinstimmenden (von meiner Seite bestätigenden) und die differirenden Punkte anführen.

Retzius betrachtet die Cohnheim'schen Felder, wie ich, nicht als die Querschnitte von Scheidewänden, die sich durch die

1) Gewebelehre 1867. p. 152. Fig. 103.

2) Wiener Sitzungsber. Bd. 1. XVII. Abth. 3. 1873.

3) Zur Kenntniss der quergestreiften Muskelfaser. Biolog. Untersuch. Jahrgang 1881.

Länge der Muskelfaser erstrecken, sondern als ein in regelmässigen Abständen von einander stehendes Fadennetz, gebildet von den Zellenausläufern der Muskelkörperchen, Er beschreibt und zeichnet für die Längsansicht der Muskelfaser rectanguläre Fadennetze, deren Knotenpunkte Querkörnerreihen bilden. Es giebt Querkörnerreihen der 1., 2. und 3. Ordnung. Die der 1. Ordnung entsprechen der Krause-Amici'schen Linie, über die Locirung derjenigen der 2. Ordnung konnte ich keine Klarheit gewinnen, die der dritten sind den Engelmann'schen Nebenscheiben gleichzustellen. Die Körner (1. Ordnung) sind die optischen Durchschnitte der Fäden, welche die Cohnheim'schen Felder begrenzen.

Retzius gründet seine Anschauungen auf vergoldete Muskelfasern von Dytiscus marginalis. Für den Frosch zeichnet er nur Körnerreihen der 1. Ordnung.

Um den Unterschied zwischen der Retzius'schen Ansicht und der meinigen zu präcisiren, adoptire ich den Ausdruck: „Körnerreihen“ und würde mich nun so fassen:

Die Querkörnerreihen der 1. Ordnung entsprechen den dunkeln Querbändern, ihre Querverbindungsfäden den Hensen'schen Linien; die der 2. Ordnung fallen mit den Querstreifen in den hellen Querbändern zusammen (Krause-Amici'sche Linie). Diese Körnerreihen entsprechen, die ersteren einem gröberen, die letzteren einem feineren Querfadennetze. Der Länge nach betrachtet reihen sich die Körner der Querreihen 1. Ordnung zu Längskörnerreihen 1. Ordnung aneinander. Dies sind die bekannten Längslinien der Muskelfaser. Alternirend mit diesen bemerkt man unter günstigen Umständen Längskörnerreihen der 2. Ordnung, welche den mittelständigen Punkten entsprechen. Die Körner der 1. Ordnung sind die Knotenpunkte der Cohnheim'schen Felder, die der 2. die Knotenpunkte eines feineren Netzes. In nicht geschrumpftem Zustande erscheinen die Körner als Stäbchen.

Auf Letzteres lege ich besonders Gewicht. Ich habe von Wirbelthieren Präparate erhalten, durch welche der directe Uebergang der Knötchen in Stäbchen beobachtet werden konnte und in welchen die Stäbchenreihen fast ebenso deutlich zu Tage traten, wie dies an Osmiumpräparaten geschieht. An anderen lösten sich die dunkeln Querbänder je nach der Focirung sowohl in Knötchen wie in Stäbchenreihen auf. Es ist hin und wieder behauptet worden, die Muskelstäbchen färben sich nicht mit Gold. Dies ist

ein Irrthum, welcher sich aus Vorstehendem leicht erklärt. Man übersah die Identität von Stäbchen und Körnern.

Uebrigens muss ich gestehen, dass ich bei Hydrophilus in der Längsansicht nie so schöne Netze mit Goldchlorid erhielt, wie Retzius dieselben für Dytiscus marginalis herstellte. Ueber die Structurverhältnisse bei Dytiscus, von denen Retzius bei seiner Deutung der Körnerreihen ausgeht, enthalte ich mich jeden Urtheils. Für die Wirbelthiere aber muss ich meine Angaben und Auffassungen aufrecht erhalten.

Die mittelständigen Punkte, die constante Gebilde sind und mir für die Erklärung der Muskelstructur von grosser Bedeutung zu sein scheinen, sind als gelegentliche Erscheinungen auch von Retzius beobachtet worden (p. 6).

„Zuweilen sieht man in den Zwischenräumen einen rothen Punkt, welcher als Durchschnitt eines einzelnen Fadens erscheint; solche einzelne Punkte oder Knötchen kommen besonders in der Umgebung der Enden der Zellkörper (?) vor."

Die postembryonale Neubildung der quergestreiften Muskelfaser.

Untersucht man die mit Goldchlorid behandelten Muskeln junger oder auch älterer Mäuse, vorzugsweise im Frühjahre, so findet man eine grosse Menge spindelförmiger Körper, die theilweise in Ketten zusammenhängen und den Muskelfasern parallel liegen. Sie sind mit letzteren in Zusammenhang und bilden bogenförmige Vorsprünge an dem Profil der Faser. Durch die Zerzupfung erscheinen sie oft von einander getrennt und sie liegen, je nach der Intensität des mechanischen Eingriffs bei der Anfertigung des Präparats, vereinzelt und mehr oder weniger regellos zwischen den Muskelfasern. Es sind dies jedenfalls die Gebilde, welche Margo[1] unter dem Namen „Sarcoplasten" beschrieb, und „die in den Zwischenräumen der schon fertigen Muskelfasern, also ausser-

1) Neue Unters. über die Entwicklung, das Wachsthum, die Neubildung und den feinern Bau der Muskelfasern. Wiener Sitzungsber. XXXVI S. 229 und 230.



halb des Sarcolemma liegen, und zwar theils isolirt, theils gruppenweise beisammen und in verschiedener Entwickelungsstufe, manche sogar im Begriff, zu einer Muskelfaser zusammenzuschmelzen." Die Beschreibung stimmt; Margo's Deutung dieser Bilder ist jedoch, wie ich zu beweisen gedenke, eine irrthümliche. Jene Spindeln mögen es auch wohl gewesen sein, welche von Wittich zu der Annahme verleiteten, dass sich Muskelfasern aus dem sie umgebenden Bindegewebe, dem Perimysium internum, entwickelten.

In Wirklichkeit sind diese Spindeln proliferirende, aus ihrem Zusammenhange gerissene Muskelkörperchen, wie aus Folgendem erhellen wird.

Man möge sich erinnern, wie bei der Beschreibung der Muskelfasern besonderes Gewicht darauf gelegt wurde, dass die Muskelkörperchen alle in parallel laufenden Linien liegen und dass ihre Protoplasmafortsätze unter Umständen ineinander übergehen (Fig. 1).

Wie nun bei pathologischen Processen die krankhaften Veränderungen zuerst in dem Protoplasma der Muskelkörperchen, also in jenen Fortsätzen auftreten; wie hier zunächst eine Vermehrung des Protoplasma entsteht, welcher später eine degenerative Metamorphose folgt, so zeigen sich an eben diesen Stellen auch die vorbereitenden Veränderungen zur Neubildung von Muskelfasern, und zwar glaube ich beobachtet zu haben, dass die ersten Anfänge dieses Processes in der Nähe des Nervenendapparates zu Stande kommen.

An einer oder mehreren jener Muskelkörperchenreihen tritt um die Kerne herum ein Vermehrung des Protoplasma ein; auch die Kerne werden grösser, besonders länger; sie theilen sich in der Mitte, rücken auseinander und Protoplasma füllt die Lücke. Durch fortgesetzte Theilung der Kerne und entsprechende Vermehrung des Protoplasma, wobei eine Einschnürung des letzteren zwischen je zwei Kernen stattfindet, wird eine Kette von Spindelzellen hergestellt, welche nunmehr den Raum zwischen den ursprünglichen Muskelkörperchen ausfüllt. Diese Wucherung der Muskelkörperchen ist auf Kosten der contractilen Substanz bis zu einer gewissen Tiefe und Breite vor sich gegangen durch Einschmelzung derselben, und, wie ich glaube, Rückumwandlung derselben in Protoplasma. Es sieht nun so aus, als ob die Einschnürung des Protoplasma und die dadurch bedingte Spindelform der jungen Muskelkörperchen nur der vorbereitende Schritt

zu einer völligen Lostrennung der einzelnen Körperchen von einander wäre. Dies geschieht aber nicht; im Gegentheil, die Vertiefungen an den Einschnürungsstellen werden mit Protoplasma ausgefüllt und statt einer Kette von zusammenhängenden Spindelzellen hat man nun einen soliden, ziemlich gleichmässig dicken Strang vor sich, bestehend aus einer homogenen Protoplasmamasse, in welcher in regelmässigen Abständen die Muskelkerne eingelagert sind (vgl. Fig. 4 und 5). Nun beginnt an der Peripherie des Protoplasmastranges die Differenzirung des contractilen Gewebes in der von Max Schultze für die Entwicklung der Muskelfaser im Embryo angegebenen Weise: „Unter Abnahme der Elementarkörnchen formt sich das contractile Protoplasma durch innere Veränderungen." Längs- und Querstreifen, d. h. die Netzbildung treten auf, die Kerne rücken immer weiter auseinander; die Faser wächst in die Länge. Die Kerne bleiben noch eine Zeit lang durch Protoplasmafäden untereinander verbunden.

Es fragt sich nun, wann die Lostrennung der neuen Muskelfaser von der Mutterfaser stattfindet.

Schon zu der Zeit, da die werdende Faser noch eine Kette von spindelförmigen Muskelkörperchen bildet, scheint eine Durchbrechung, resp. Einschmelzung des Sarcolemms der Mutterfaser vor sich zu gehen; man bemerkt wenigstens an der Spindelkette keine Contouren, die darauf hinweisen, dass dieselbe noch innerhalb des Sarcolemms der Mutterfaser liege. Erst später, mit der Differenzirung des contractilen Gewebes aus dem Protoplasma der Muskelkörperchen, zeigt sich ein schwacher Saum an den Umrissen der jungen Faser. Es ist also anzunehmen, dass das Sarcolemm der jungen, vorerst mit einer Reihe von Kernen versehenen Muskelfaser die Summe der Zellmembranen der Muskelkörperchen ist.

Alle diese Vorgänge finden unter dem Einflusse der Mutterfaser statt, mit welcher die Tochterfaser noch bis zu der Zeit, wo sie ihre eigenen Nerven erhält, in einem gewissen Zusammenhange bleibt. Die neugebildete Faser ist, so lange sie nicht eigens innervirt ist, auf die Mutterfaser für ihre Ernährung angewiesen. (Siehe weiter unten.)

Aus dieser Darstellung ist es erlaubt, folgende Schlüsse zu ziehen:

a) dass es eine physiologische Neubildung von Muskelfasern im Thiere giebt;

b) dass die (junge) Muskelfaser nicht aequivalent

einer Zelle ist, sondern dass sie die Summe einer Reihe von Zellen darstellt, wobei die Kerne die Zellenterritorien markiren;

c) dass das Sarcolemm der (jungen, noch nicht innervirten) Muskelfaser ein Ausscheidungsproduct der Muskelzellen und structurlos ist.

Weissmann[1]) scheint das spätere Stadium des oben beschriebenen Neubildungsprocesses der Muskelfaser gesehen zu haben. Er nennt es Randabspaltung und versteht darunter die Abspaltung eines kleinen Streifens der Muskelfaser. Seine Abbildungen zeigen alle schon vollständig differenzirte Fäden. Dabei sollen alle Fasern gleiche Länge haben und zwar die ganze Länge des Muskels.

Nach meinen Beobachtungen findet nun eine solche einfach mechanische Randabspaltung in dem Sinne Weissmann's nicht statt; der Vorgang ist ein complicirterer. Das Wesentliche an letzterem ist die Wucherung und Kettenbildung der Muskelkörperchen und die Constituirung der Spindelkette als individuelles Gebilde, trotz eines gewissen Zusammenhanges mit der Mutterfaser. Ob die Muskelkörperchenkette sich von Sehnenansatz zu Sehnenansatz erstreckt, konnte ich nicht eruiren. Auf Weissmann's vermeintliche Zweitheilung der Muskelfasern komme ich bei den Muskelspindeln des Frosches zu sprechen.

Margo's Sarcoplasten sind, wie schon oben angedeutet, Muskelkörperchen, die aus dem Zusammenhange als Ketten gerissen sind. Daraus, dass diese Körperchen lose zwischen den Muskelfasern gefunden werden, während er sie andererseits zu Ketten angeordnet sah, folgerte Margo, dass die Körperchen als individuelle Gebilde mit einander verwüchsen. Wie die Anschauung von der dachziegelartigen Anordnung zu Stande kam, kann ich mir nicht erklären.

Den meinigen ähnliche Bilder scheint Kraske[2]) (dessen Arbeit mir leider nicht zugänglich war) erhalten zu haben; er kommt aber zu dem Schluss, dass nach Abspaltung der Muskelzellen von der Substanz der Faser, die Zellen je zu einer jungen quergestreiften

---

1) l. c.

2) Experimentelle Studien üb. d. Regeneration der quergestr. Muskeln. Habilitationsschr. Halle a. S. „Jahresberichte“ f. 1878.



Muskelfaser auswachsen; eine Zusammenwachsen mehrerer Muskelzellen zu einer Muskelfaser findet nicht statt.

Es erübrigt noch, eine Theorie der Muskelfaserneubildung von Peremeschko[1]) zu erwähnen, welcher zu der Ansicht gelangt, dass ausser der Theilung im Weissmann'schen Sinne, aus den Muskelkernen bei ausgewachsenen Thieren sich im Innern der alten Muskelfasern neue bilden. Er stützt diese Behauptung auf Bilder, wie sie dem in Fig. 3 entsprechen und die ich vorzugsweise bei der Eidechse beobachtete. Dieselben zeigen Kernsäulen im Innern von Muskelfasern, welche letztere von normaler Dicke sind. Ich bin betreffs dieser Kernsäulen zu keinem definitiven Schlusse gekommen; doch bin ich geneigt, sie für den Ausdruck einer Modifikation von Muskelwachsthum zu halten, wobei dasselbe mehr in der Centralachse der Faser geschieht, als an der Peripherie.

Das weitere Wachsthum der Muskelfasern, sowie ihre Versorgung mit Nerven lehrt die Untersuchung der

Muskelspindeln.

Mit diesem Namen bezeichnete Kühne[2]) mehr oder minder spindelförmige, mit Nerven zusammenhängende Körper, die sich in den Muskeln gewisser Thiere vorfinden, über deren Bedeutung er jedoch im Zweifel war. Kühne fand diese Gebilde in den Muskeln der Ratte, später bei der Maus, Eidechse, Coluber natrix und dem Kaninchen und gab die erste genaue Beschreibung davon. Kölliker hatte analoge Körper unter dem Namen „Nervenknäuel" für den Brusthautmuskel des Frosches beschrieben. Ich ziehe es vor, mit Kühne den Namen „Muskelspindel" beizubehalten, da alle übrigen, wie „Nervenknäuel, „Muskelknospen", „Nervenknospen" die Bedeutung in mehr oder weniger unrichtiger Weise präjudiziren.

Selbst bis auf den heutigen Tag sind die Muskelspindeln räthselhafte Gebilde geblieben und ihre Erklärung ist nie über die Hypothese hinausgegangen. Während Manche in ihnen Neubildung

1) Die Entwicklung der quergestreiften Muskelfaser aus Muskelkernen. Virchow's Archiv 1863 p. 116.

2) Die Muskelspindeln. Virchow's Archiv 1863 p. 528.

und Wachsthum von Muskelfasern und Nerven sahen, waren sie für Andere der Ausdruck regressiver Metamorphose. Kühne, wie schon erwähnt, enthält sich jeden Deutungsversuches. Kölliker[1]) hält die „Nervenknäuel" oder „Nervenknospen" beim Frosche für Bündel junger Muskelfasern. Er beschreibt sie als bei Winterfröschen vorkommend, und auf den ersten Blick an Tastkörperchen oder Endkolben erinnernd. „Selbst bei genauerer Untersuchung erscheinen die fraglichen Gebilde als etwas verbreiterte Stellen schmalerer Muskelfasern, die durch einen grossen Reichthum an mehr rundlichen Kernen sich auszeichnen, zu denen meist eine einzige sehr breite Nervenfaser tritt, um sie mit einigen Windungen und knäuelförmigen Bildungen, in denen auch Theilungen vorkommen, zu umgeben und oft unzweifelhaft in dieselben einzutreten." Mittelst der Essigsäurebehandlung erkannte dann Kölliker, dass die vermeintliche einfache Muskelfaser aus einem ganzen Bündel von 3—7 feinen Fasern bestand, zwischen denen die Fasern nur hindurchtreten, und dass diese Körperchen es waren, aus welchen Weismann die Zweitheilung der Muskelfasern ableitete. Kölliker's Meinung ist, dass die Muskelspindeln Theilungs- und Wachsthumsvorgänge von Muskeln und Nerven darstellen und „dass die ursprünglichen blassen Nervenenden durch Wucherung und Kernvermehrung sich so entwickeln, dass sie schliesslich alle neuen Fasern zu versorgen im Stande sind."

Krause[2]) sieht in den Muskelspindeln den Vorgang der Vermehrung von Muskelfasern. „Jene Vermehrung geschieht, indem die Nervenfaser der Endplatte wuchert, sie bildet Knäuel doppelt contourirter, aus Theilungen hervorgeganger Fasern."

Ranvier[3]) lässt es unentschieden, ob die Spindeln einen Wachsthums- oder Rückbildungsprocess bedeuten.

Gesehen, wenn auch in ihrer vollen Bedeutung nicht erkannt, wurden die in Frage stehenden Gebilde noch von anderen Beobachtern. So schildert Peremeschko[4]) den Process der Muskelfaserneubildung nach der Art Weismann's, dass sich alte Muskelfasern spalten und dass wir an der Stelle einer Faser ein ganzes

---

1) Handbuch d. Gewebelehre 1867 p. 173 und 174.

2) Allgemeine und mikroskop. Anat. 1879. p. 499.

3) Leçons sur le système nerveux.

4) l. c.

Bündel haben. Seine Abbildungen entsprechen den Bildern Weismann's, d. h. den Muskelspindeln, wobei die dazugehörigen Nerven übersehen wurden.

Kraske[1]) behauptet, „dass die sogen. bandförmigen Elemente, kernreichen Platten, Muskelknospen der Autoren, nicht Entwicklungsformen junger, sondern Theile alter Fasern sind."

In jüngster Zeit macht wieder Golgi[2]) anscheinend als etwas Neues auf feine Muskelfaserbündel aufmerksam, „die die Merkmale embryonaler Fasern darbieten und nicht selten inmitten der gewöhnlichen Muskelbündel, oder häufiger noch in dem interfasciculären Bindegewebe vorkommen. Sie bestehen aus 5—6—8 Fasern etc." Von den zu den Muskelbündeln gehörigen Nerven wird nichts erwähnt; dennoch hatte man es hier unzweifelhaft wieder mit Muskelspindeln zu thun.

Die Vereinigung von Muskelfasern und markhaltigen Nerven (I. Ordnung).

In Folgendem will ich den Nachweis zu liefern versuchen, dass die Muskelspindeln junge Muskeln in dem Stadium ihrer Entwicklung darstellen, in welchem sie mit eigenen Nerven resp. Nervenendapparaten versorgt werden. Am besten lassen sich die dabei stattfindenden Vorgänge an der Muskelspindel der Eidechse verfolgen. An ihnen kann man Schritt für Schritt die Entwicklung der Endplatte, sowie das Wachsthum der Muskelfaser studiren.

Nachdem die neue Muskelfaser auf die seiner Zeit beschriebene Weise zu Stande gekommen ist, scheint sie, obwohl deutlich als individuelle Faser erkennbar, noch längere Zeit mit der Mutterfaser in Zusammenhang zu bleiben und von ihr in ihrer Ernährung abhängig zu sein. Sie hat nur eine, vermittelst Protoplasmafäden hergestellte und gewöhnlich in der Mitte der Faser liegende Kernreihe. Jetzt wächst nach uns unbekannten Gesetzen eine markhaltige Nervenfaser an die noch nicht innervirte Muskelfaser heran. Diese wachsende Nervenfaser unterscheidet

1) l. c.

2) Contribuzioni all' istologia dei muscoli volontari. Nach einem Berichte Bizzozero's in Hofmann und Schwalbe's Jahresbericht für 1881.



sich von den gewöhnlichen dadurch, dass alle Elemente an ihr in grösserem, man möchte sagen colossalem Maassstabe erscheinen. Nicht nur sind die Markmäntel ausserordentlich stark, sondern auch die Henle'sche Scheide mit ihren Kernen wird ungewöhnlich dick und lamellär, nach Art der lamellären Bindegewebsscheiden der Nervenbündel. Die Ranvier'schen Schnürringe erscheinen in verhältnissmässig kurzen Abständen und die dazwischen liegenden Nervensegmente haben oft das Aussehen von riesigen Spindelzellen (Figg. 9 und 12). Der Nerv erscheint unter Umständen so dick wie die zu innervirende Muskelfaser. In der Regel besteht die Henle'sche Scheide aus zwei Lamellen.

Es können nun in dem Processe der Vereinigung von Nerv und Muskel zwei Fälle eintreten: entweder tritt der Nerv unter mehr oder weniger rechtem Winkel an die Muskelfaser heran (Figg. 11 und 13), oder er läuft vor der definitiven Vereinigung eine Strecke der letzteren parallel (Fig. 7). In beiden Fällen breitet sich die äussere Lamelle der Bindegewebsscheide des Nerven röhrenförmig über die Muskelfaser aus und umhüllt sie auf diese Weise auf eine beträchtliche Strecke, die innere, etwas dünnere Lamelle dagegen hält sich dicht an die Nervenfaser, begleitet sie als gewöhnliche Henle'sche Scheide und geht schliesslich in das Sarcolemm der Muskelfaser über, an deren Profil sie durch Kerne erkenntlich ist (Figg. 7c und 8c).

Es bereiten sich nun eine Reihe höchst interessanter Veränderungen in der jungen Muskelfaser vor. Schon die oberflächlichste Berührung des Nerven mit der Muskelfaser ruft in dieser einen Wucherungsprocess der Kerne hervor; und zwar beginnt diese Wucherung stets an dem Kerne, welcher der Nervenspitze zunächst liegt (Figg. 7a und 8a).

Der Kern vergrössert sich und umgiebt sich mit einem dicken Protoplasmamantel. Es erfolgt eine Quertheilung und Lostrennung der Theilstücke, wonach Protoplasma in die Lücke zwischen die beiden Kerne einrückt. Durch fortgesetzte Wiederholung dieses Vorganges entsteht eine Kernsäule in ähnlicher Weise, wie wir dies bei dem Neubildungsprocess der Muskelfasern gesehen haben. Die contractile Substanz wird hierbei eingeschmolzen; sie verwandelt sich in ein formloses Protoplasma. Je weiter von der Eintrittsstelle entfernt, desto geringer sind noch die Veränderungen, die aber schliesslich doch sich durch die ganze Länge

der Muskelfaser erstrecken. Am lebhaftesten aber gehen Einschmelzung und Kerntheilung am Nerveneintritt vor sich.

Besonders sind es hier die Kerne, die auffallend an Umfang zunehmen und zwar auf Kosten des sie umgebenden Protoplasma (Fig. 16). Bald sind sie zu solchen Dimensionen angewachsen, dass sie sich gegeneinander abplatten und nun das Verhalten ihrer Längsachse zur Muskelfaser vollständig ändern. Lag früher ihre Längsachse derjenigen der Muskelfaser parallel, so liegt sie jetzt quer zu derselben. Dabei lässt sich eine oft frappante Abstufung in der Grösse der Kerne nach beiden Seiten von der Einmündungsstelle des Nerven wahrnehmen. Dieses Verhalten konnte ich am besten in den zusammengesetzten Spindeln der Maus beobachten (Fig. 25 und 25 A). Schon Kühne[1]) hat hier die Querstellung der Kerne gesehen und gezeichnet.

Jetzt hat also die theilweise umgeschmolzene Muskelfaser eine mehr oder weniger ausgesprochene Spindelform. In der Mitte der Spindel ist das Protoplasma zwischen den Kernen auf schmale Brücken reducirt; nach beiden Seiten hin werden die Protoplasmaschichten zwischen den Kernen umfangreicher, bis sich allmählich eine Uebergangszone zwischem formlosem Protoplasma und differenzirtem Gewebe, und dann, noch weiter entfernt, ausschliesslich contractiles Gewebe mit den gewöhnlichen Muskelkörperchen in den ursprünglichen Abständen einstellt (Fig. 25 A).

Durch fortgesetzte Theilung der grossen Kerne kommt an der Eintrittstelle des Nerven eine regellose Kernanhäufung zu Stande. Die die Kerne umgebenden Protoplasmamassen oder Zellenleiber sind untereinander verschmolzen, so dass man das Ganze einem riesigen Myeloplaxen vergleichen könnte.

Diese Masse nun ist es, mit welcher der Nerv als nackter Axencylinder unter wiederholter Verzweigung zusammenwächst, resp. verschmilzt. Die Kerne werden bei diesem Vorgange umgangen. Die Protoplasmabrücken dienen den Axencylinderzweigen als vorgezeichnete Bahnen ihres Wachsthums. So kommt es zu den hakenförmigen, rankenden Terminalfasern in der Endplatte der Eidechse und der Maus. So werden ferner durch Zusammenwachsen zweier sich begegnender Endfasern die Maschen gebildet, in welchen später die Muskelkerne als Grundkerne (noyaux fondamentaux, Ranvier) erscheinen. Zuweilen wächst eine Terminal-

1) l. c.

faser quer über einen der runden Muskelkerne hinweg, der nunmehr als Geästkern erscheint. (In dem Stadium der Verschmelzung ist es unmöglich, den Axencylinder von dem Protoplasma der Muskelkörperchen zu unterscheiden; ert später, wenn die Differenzirung der contractilen Substanz eingetreten und das formlose Protoplasma vermindert ist, werden die Axencylinderfortsätze in der Gestalt der Endplatte sichtbar.)

Während der Nerv sich so mit der Muskelfaser in Verbindung setzt, schreiten Kerntheilung und Einschmelzung der contractilen Substanz stetig von der Eintrittsstelle des Nerven nach beiden Seiten hin vor, und Goldpräparate weisen nun einen dunkeln Strang auf, welcher in gewissen Abständen mit hellen, ungefärbten Kernen durchsetzt ist.

Aus dieser Masse differenzirt sich dann aufs Neue unter fortgesetztem Sichtheilen und Auseinanderrücken der Kerne die contractile Substanz; die Faser wächst in die Länge und Dicke. Noch eine Zeitlang bleiben die Muskelkörperchen durch ihre Protoplasmafortsätze in der Richtung ihrer Längsachsen untereinander verbunden bis sich auch dieser Rest formlosen Protoplasmas in contractiles Gewebe umwandelt und man nun die ausgewachsene, resp. alte Muskelfaser vor sich hat. Unter pathologischen Bedingungen oder zum Zwecke physiologischer Neubildung von Muskelfasern können sich die Kerne wieder mit Protoplasma umgeben und untereinander in der öfters erwähnten Weise in Verbindung treten.

Die Kerne aber am Eintritt des Nerven bleiben ohne regelmässige Form und Anordnung zwischen den Verästelungen des letzteren, resp. in den Maschen der Terminalfasern als Grundkerne liegen.

Die Endplatte kommt also im Prinzip dadurch zu Stande, dass der Terminalaxencylinder eines markhaltigen Nerven unter mancherlei Verästelungen mit dem Protoplasma (den Zellenleibern) von dicht nebeneinander liegenden Muskelkörperchen verwächst.

Kühne bezweifelt das Vorkommen der Geästkerne, welche von Cohnheim und dann wieder von Ranvier angenommen

1) Ueber die Endigung der motorischen Nerven in den quergestreiften Muskeln. Pflüger's Archiv Bd. XII.

wurden. Ewald[1]) hat sie, andeutungsweise, in atrophirtem Zustande gesehen. Nach eingehender Untersuchung dieses Punktes bin ich, angesichts der ausserordentlichen Seltenheit, mit welcher die fraglichen Kerne auftreten, zu der Ansicht gekommen, dass es sich hier möglicher Weise um Kerne der markhaltigen, extramuskulären Segmente handelt, die in Flächenansichten manchmal sehr schwer von den intramuskulären, sehr dicken Terminialfasern unterschieden werden können.

Die Scheidenkerne (noyaux vaginaux, Ranvier) sind die persistirenden Kerne der Henle'schen Scheide. Die übrigen Kerne beider Lamellen der Muskelspindel verschwinden später. Auch die Lamellen verschmelzen derart mit dem Sarcolemm, dass sie als individuelle Gebilde nicht mehr erkennbar sind; das Sarcolemm erscheint wieder kernlos, als einschichtige, hyaline Membran. Nur selten erhalten sich einige von jenen Kernen, die später noch demonstrirbar sind.

Die protoplasmatische Zone oder Plattensohle, die zu so vielen Conjecturen bezüglich der motorischen Wirkung des Nerven auf die Muskelfaser Veranlassung gegeben hat, ist lediglich jene Protoplasmamasse, in welcher die Muskelkerne eingebettet liegen und die sich nicht, wie das Protoplasma der übrigen Muskelkörperchen dies thut, in contractiles Gewebe differenzirt hat.

Je jünger die Muskelfaser mit ihrer Endplatte ist, desto mächtiger ist die Protoplasmaschicht, die sich, da sie die Kerne von allen Seiten umhüllt, bis zu einer gewissen Tiefe in die Muskelfaser erstreckt. So erklären sich die Beobachtungen Kühne's und Krause's, welche die Protoplasmamasse als Sohle beschreiben. Mit zunehmendem Alter reducirt sich das Protoplasma zu einer dünnen Schicht, in welcher Kerne und Terminialfasern in einer Ebene liegen, und verdient eher der den Namen einer protoplasmatischen Zone, den Ranvier vorgeschlagen hat, als den einer Plattensohle.

In jüngeren, protoplasmatischen Altersstadien ist es an Goldpräparaten oft unmöglich, die dicken Terminalfasern von den als dunkle, die hellen Kerne umgebenden Ringe erscheinenden Protoplasmabrücken zu unterscheiden (Fig. 17). In diesen Stadien ist es ferner, in welchen man dis Fortsätze des Protoplasmas der Endplatte beobachten kann, welche Gerlach zu der Annahme seines intravaginalen Nervennetzes veranlassten. Diese Protoplasmafort-

sätze sind eben jene Zwischensubstanzlinien, in welche sich die Terminialfasern nach Gerlach fortsetzen[1]) sollen.

In Obigem habe ich die Grundzüge, gewissermassen den Plan beschrieben, nach welchem sich die Vereinigung von Nerv und Muskelfaser bei der Eidechse vollzieht. Es mögen nun noch einige Modificationen und Details folgen, die dabei zur Beobachtung kommen.

Es giebt Muskelspindeln, zu denen zwei markhaltige Nerven treten (Fig. 12), wie es denn in der That Muskelfasern mit zwei Endplatten giebt. Für den Frosch hatte Kühne diese Behauptung gegen Krause aufgestellt. Bei der Eidechse habe ich zwei Endplatten an einer Muskelfaser beobachtet[2]).

Es kommen ferner Fälle vor, in welchem ein Nerv an einer Einschnürungsstelle an die Muskelfaser herantritt (Fig. 8). Aus der Einschnürung wächst eine Nervenfaser an den Muskelfaden heran und bildet die Endplatte. An fertigen Gebilden hat man nun den Eindruck, als ob zwei Nerven sich zur Bildung einer Endplatte vereinigten, während dies in der That nur von einem Nerven geschieht, der sich dann aus der Endplatte heraus weiter fortsetzt[3]).

Manchmal liegen die Muskelkörperchen der noch nicht innervirten jungen Muskelfaser nicht, wie dies gewöhnlich der Fall ist, in der Mitte derselben, sondern an der Oberfläche, unter Umständen an der entgegengesetzten Seite der herantretenden Nervenspitze (Figg. 7 und 8).

Oft fallen Zacken und Ausbuchtungen auf, welche sich an denjenigen Theilen der Spindeln zeigen, welche den höchsten Grad der Einschmelzung des contractilen Gewebes erreicht haben. Diese Bilder kommen durch Schrumpfung des Muskelfaserinhaltes, welche durch die Säurebehandlung bewirkt wird, zu Stande.

---

1) Vgl. meine Arbeit „Ueber die Endigungen der markhaltigen und marklosen Nerven etc.“ Dieses Archiv Bd. XXI Taf. VIII Fig. 23.

2) l. c. p. 178.

3) Ebendaselbst Taf. VIII Fig. 24.

Die Vereinigung von Muskelfasern mit marklosen und dünnen markhaltigen Nerven (II. Ordnung).

Eine auffällige Erscheinung bieten die Endigungen markloser oder dünner markhaltiger Nerven (II. Ordnung) dar, welche man in wechselnder Entfernung vor dem Eintritt des dicken markhaltigen Nerven (I. Ordnung) an derselben Muskelfaser beobachten kann. Es sind dies in ihrem fertigen Zustande dieselben Endigungen, welche ich[1]) als doldenförmige beschrieben habe, und die schon früher von Tschiriew[2]) gesehen und als embryonale Endplatten aufgefasst wurden. Diese Verbindungen von marklosen, resp. dünnen markhaltigen Nerven mit den Muskelspindeln der Eidechse habe ich so häufig gesehen, dass ich mich berechtigt glaube, sie als constante Vorkommnisse hinzustellen und den Satz auszusprechen, dass eine jede Muskelfaser mit mindestens zwei nervösen Endapparaten versehen ist, deren einer von einem starken markhaltigen und der andere von dünnen markhaltigen oder marklosen Nerven gebildet wird. Die Muskelfaser der Eidechse speciell ist also mindestens mit einer Endplatte und einer Enddolde versehen.

In der Vereinigungsweise der beiden Nervenarten mit ihren Muskelnfasern lässt sich nun ein wesentlicher und höchst characteristischer Unterschied constatiren. Während nämlich der Verwachsungsprocess der starken markhaltigen Nerven stets von einer ausgesprochenen Kernwucherung, kurz von sehr markirten Wachsthumsvorgängen begleitet ist; während hier die auffallendsten Structurveränderungen in gewissermassen stürmischer Weise sich vollziehen, und man fast den Eindruck erhält, als handle es sich um einen acut verlaufenden pathologischen Vorgang, bewerkstelligt sich die Vereinigung des dünnen markhaltigen oder marklosen Nerven eine Strecke davon unter geringfügigen Veränderungen. Dort die grösste Thätigkeit aller Elemente, Kernwucherung, Einschmelzung von Geweben, Neubildung von kernreichen Membranen, anscheinend ein verschwenderischer Aufwand von Material und Kraft; hier die grösste Einfachheit und keine nennenswerthen Structurveränderungen. Entweder findet man die Enddolden schon gebildet,

1) l. c. 178.

2) Sur les terminaisons nerveuses dans les muscles striés. Arch. de Phys. norm. et patholog. 2. Série t. VI.

fix und fertig vor (Figg. 10c und 11d), während am anderen Nerveneintritt noch Alles in Vorbereitung und im Werden begriffen ist, oder man sieht, wie sich an einem oder zwei benachbarten Kernen ein kleiner Protoplasmahof gebildet hat, vermittelst dessen sich der Nerv mit der Muskelfaser in Verbindung setzt. (Vgl. Fig. 15a. Hier ist allerdings etwas reichlicher Protoplasma vorhanden, als dies gewöhnlich der Fall ist.) Eine Einschmelzung von contractilem Gewebe kommt hier gar nicht oder in nur geringem Grade zur Beobachtung. Dieselbe schreitet, wie schon erwähnt, von dem Eintritt des starken markhaltigen Nerven nach beiden Seiten hin gleichmässig vor.

Hieraus lässt sich schliessen, was man experimentell-physiologisch schon wusste, dass der dicke, als motorisch bekannte Nerv auch trophische Eigenschaften besitzt; dass die Wachsthumsbedingungen der Muskelfaser von diesem Nerven ausgehen. Es ergiebt sich aber ferner, dass dem dünnen markhaltigen oder marklosen Nerven trophische Eigenschaften nicht, oder nur in geringerem Maasse zukommen.

Bemerkenswerth ist der Umstand, dass schon die beginnende Verbindung, gewissermassen nur die Berührung des heranwachsenden dicken (trophischen) Nerven genügt, um in den nächst gelegenen Muskelkörperchen den Anstoss zu der Reihe von Wachsthumsveränderungen zugeben. Man könnte versucht werden, bei solchen Bildern an die mysteriösen Vorgänge bei der Zeugung zu denken, bei welcher ja auch ein von Aussen herantretender Keim in dem Ei jene wunderbaren Veränderungen hervorruft, die zur Entstehung des neuen Individuums nothwendig sind. Auch in der jungen, mit der Mutterfaser noch zusammenhängenden Muskelfaser bedarf es erst des belebenden Einflusses eines eigenen Nerven, um ihr Wachsthum, ihre Ernährung und Function als einer individuellen Faser zu veranlassen.

Auffällig sind diejenigen Bilder, in welchen das Muskelkörperchen, an dem sich die ersten Wachsthumsveränderungen zeigen an der entgegengesetzten Stelle von dem Anheftungspunkte des Nerven liegt, wobei eine Schicht vollständig erhaltenen Gewebes zwischen Nervenspitze und Muskelkörperchen erhalten bleibt.

Was bedeuten nun die Enddolden? — Tschiriew's[1]) Ansicht,

---

1) l. c.

welcher sie (terminaisons en grappe) als embryonale Endplatten ansah, kann ich nicht beipflichten, wie ich ferner, auf obige histo-genetische Beobachtungen gestützt, seiner Angabe widersprechen muss, dass sie nicht zusammen mit Endplatten an einer Muskelfaser vorkommen. Gerade ihr constantes Auftreten mit den motorischen Endplatten an einer und derselben Muskelfaser lässt mich annehmen, dass sie eine besondere Function zu erfüllen haben, dass sie die Endapparate der sensiblen Nerven an den Muskelfasern sind.

Die Frage, ob die quergestreiften Muskeln überhaupt sensible Nerven haben, kann man getrost bejahen. Experimentell und empirisch steht ja die Thatsache längst fest. Zwar ist der Muskel bei weitem nicht so empfindlich wie die Haut mit ihren zahlreichen und ausgebildeten sensiblen Organen; wir wissen aber zu gleicher Zeit, dass es einen von den Nerven der Haut unabhängigen Muskelsinn giebt und dass man Fälle beobachtet, in welchen das Muskelgefühl vollständig erhalten, während die Empfindlichkeit der Haut erloschen ist. Auch die muskulären Hyperalgien und Hyperästhesien, sowie das alterirte Muskelgefühl bei der atactischen Tabes dorsalis könnten hier angeführt werden. Wir wissen ferner, dass die dünnen markhaltigen Nerven und die daraus entspringenden marklosen Muskelnerven vorwiegend sensible sind; im Verlaufe obiger Darstellung aber habe ich den Nachweis geliefert, dass eine jede Muskelfaser ausser einem Endapparate von dicken (motorischen) Nerven auch kleinere Endapparate der feineren markhaltigen, resp. marklosen Nerven erhält.

Letztere sind also mit der grössten Wahrscheinlichkeit sensible Endapparate. Ihre Kleinheit verglichen mit den motorisch-trophischen Endplatten erklärt ihre physiologische Untergeordnetheit diesen Apparaten gegenüber.

Ein Befund, der mir öfters zur Beobachtung kam, scheint allerdings gegen die eben aufgestellte Behauptung zu sprechen. Man trifft nämlich zuweilen auf Bilder (wie die in Fig. 16 dargestellten), in denen ein markloser Nerv, welcher aus einer motorischen Endplatte hervorgeht, in derselben Weise, wie dies für di marklosen Nerven als Regel beschrieben wurde, einen Endapparat an einer Muskelspindel zu bilden im Begriffe steht. Wenn man aber bedenkt, dass in die von markhaltigen Fasern gebildeten Endplatten auch marklose Fasern eintreten können, wie ich früher

nachgewiesen habe, so wäre es ja denkbar, dass jene aus den Endplatten kommende Faser die Fortsetzung der in die Endplatte eintretenden wäre.

Für die Enddolden der Eidechse habe ich es ferner als characteristisch hingestellt[1]), dass sehr häufig zwei marklose Fäden in dieselben eintreten, d. h. dass aus einer Enddolde eine marklose Faser weiter geht, um an derselben oder einer benachbarten Muskelfaser in ähnlicher Weise zu enden. Obwohl dies vorzugsweise von der Zunge gilt, habe ich es doch auch in den Skeletmuskeln beobachtet. Bei der Untersuchung der Muskelspindeln war es mir nun zwar möglich, die Eigenthümlichkeit zu erklären (p. 339), wie sich ein markhaltiger Nerv aus einer Endplatte heraus entwickelt, um an einem anderen Orte wieder eine Endplatte zu bilden; das weit häufigere Vorkommen dieses Verhältnisses bei marklosen Nerven mit ihren Endapparaten war ich nicht in der Lage an den Muskelspindeln zu beobachten, was natürlich bei der Schwierigkeit, überhaupt passende Präparate zu bekommen, noch nichts beweist.

Die Muskelspindeln geben auch Gelegenheit die

Neubildung und das Wachsthum markhaltiger Nerven im quergestreiften Muskel

zu beobachten. Wie die postembryonale Neubildung der Muskelfasern in gewissen Details von der embryonalen abweicht, so auch die Neubildung von markhaltigen Nerven im Muskel des wachsenden Thieres von der im Embryo und in der Larve; gesetzt nämlich, dass die diesbezüglichen herrschenden Angaben und Anschauungen richtig sind, worüber ich mir kein Urtheil erlauben will[3]).

Die Neubildung findet nun nicht so statt, dass sich marklose Fäden entwickeln, die sich etwa später erst mit einem Markmantel umgeben, sondern der Markmantel, und zwar ein auffallend massenhafter, bildet sich in gleichem Schritt mit den Ranvier'schen Schnürringen. Der Vorgang dabei ist ein sehr einfacher (Fig. 14).

Ueber den letzten Schnürring eines wachsenden markhaltigen

---

1) l. c. p. 178.

2) Ebendaselbst.

3) Vgl. Kölliker, Entwicklungsgesch. 1879. p. 601.

Nerven hinaus sieht man einen speerförmigen Ausläufer ragen, das jüngste Nervensegment. Zum Unterschied von den vollständig gebildeten Stabzellen[1]), die durch Gold intensiv dunkel gefärbt sind, erscheint diese letztere viel blässer oder gar nicht gefärbt. Dieses speerförmige Ende des Nerven ist eine Zelle mit einem meistens mehr nach dem dickeren, hinteren Ende zu liegenden Kerne. An glücklich gefallenen Präparaten kann man diesen Kern im Begriffe stehend, eine Theilung einzugehen, beobachten. Er ist länglich, liegt in der Längsaxe der Nervenfaser und die Theilung erfolgt in querer Richtung zur Längsaxe. An dem, der Theilungsstelle entsprechenden Puncte der Oberfläche der Zelle erfolgt eine Einbuchtung, die Andeutung des künftigen Schnürringes. Nach Theilung des Kernes entstehen zwei junge Stabzellen. Die Kerne rücken mehr und mehr auseinander unter stetigem Wachsthum der Stabzellen; die Marksubstanz, der Axencylinder und das Neurilemm differenziren sich aus dem Zellprotoplasma, der Schnürring accentuirt sich, der Kern, nach geschehener Differenzirung, rückt als „Kern der Schwann'schen Scheide" an die Oberfläche der Stabzelle.

Aus dieser Darstellung, welche ich hier nur anhangweise und skizzenhaft gegeben habe, ergiebt sich die Richtigkeit der Ranvier'schen Auffassung, wonach die abgeschnürten Nervenstücke „Zellenterritorien" sind; es ergiebt sich ferner daraus, dass die sog. Kerne der Schwann'schen Scheide ebensowenig dieser Membran angehören als die oberflächlich gelegenen Muskelkerne dem Sarcolemm zukommen. Die Schwann'sche Scheide ist also histogenetisch ebenso als Zellmembran aufzufassen wie das Sarcolemm. Ihr Kern ist ein Nervenkern und mit seinem ihn umgebendem Protoplasmahofe bildet sich eine Nervenzelle, die histologisch dem Muskelkörperchen gleichwerthig ist.

So wird es erklärlich, dass die Schwann'sche Scheide als solche verschwindet, sobald sich der Nerv in die Nervenendplatte auflöst. Sie ist eben blos eine Zellmembran und bei der Theilung und Verschmelzung der marklosen Terminalfasern kommt es eben nicht zur Bildung eines Neurilemms, weil dasselbe hier zweck-

1) Diesen Ausdruck schlägt Frey in seinem Handbuche der Histologie 1876 p. 332 für die zwischen je zwei Schnürringen gelegenen Nervenabschnitte vor und ich will ihn hier aus Ermangelung eines bessern adoptiren.

los sein würde. Keineswegs also darf man annehmen, dass die Schwann'sche Scheide, wie dies bei der Henle'schen der Fall ist, auf das Sarcolemm sich fortsetzt.

Mit dem Wachsthum der Nervenfaser an sich hält dasjenige der Henle'schen Scheide gleichen Schritt, und dieses Wachsen vollzieht sich unter dem Schutze einer provisorischen Umhüllung, die für diesen Zweck von der äusseren Lamelle der Henle'schen Scheide gebildet, Nerv und Muskelfaser umgiebt. Das Perimysium internum hat also mit der Bildung dieser Scheiden nichts zu thun.

Die Muskelspindeln des Frosches.

Bekannter als die Muskelspindeln der Eidechse, die ich als einfache bezeichnen möchte, sind die des Frosches, welche, da sie immer aus mehreren Nerven und Muskelfasern bestehen, zusammengesetzte genannt werden mögen. Sie sind vielfach beobachtet und studirt worden und haben zu mancherlei Vermuthungen und zu unrichtigen Vorstellungen über Neubildung und Degeneration der quergestreiften Muskelfaser geführt. Ihren morphologischen Eigenschaften nach sind sie ziemlich genau bekannt, über ihr Wesen und ihre Bedeutung war man sich nicht klar. Kölliker[1]) giebt in seinem Handbuche eine Abbildung, welche in Bezug auf Naturtreue den Kühne'schen Bildern allerdings bedeutend nachsteht, die aber andererseits die richtige Auffassung veranschaulichen soll, dass die Spindel in Wahrheit den Vereinigungsprozess von Nerv und Muskelfaser darstelle.

Die Abbildung, welche Ranvier[2]) giebt, entspricht ungefähr den Bildern Kühne's. Der Zusammenhang zwischen Nerven und Muskelfasern tritt nicht so deutlich hervor wie bei Kölliker.

Vergoldete Muskelspindeln des Frosches zeigen folgendes Aussehen: Ein starker markhaltiger Nerv, oft von 4- bis 5fachem Durchmesser der gewöhnlichen Nerven derselben Kategorie, mit lamellärer Scheide versehen, oder ein Nervenstrang, bestehend aus 2 oder 3 Nerven, tritt an die Spindel heran (Figg. 18 und 19). Die äussere Lamelle umgiebt die Spindel in röhrenförmiger Ausbreitung. Die Nerven theilen sich innerhalb dieser Einhüllung in

1) l. c. p. 174.

2) l. c.

der bekannten Weise und erscheinen gegen ihr Ende zu als Fäden, die mit dicken, kolbigen und kugeligen Anschwellungen besetzt sind. Diese Bildungen kommen durch die Gold-Säurewirkung zu Stande; das Myelin ist frisch gebildet und eine Schwann'sche Scheide für die Stabzelle hat sich entweder noch gar nicht oder nur ungenügend ausgebildet, um bedeutendere Contourveränderungen zu verhindern. Der sonstige Inhalt der Spindel präsentirt sich dicht an der Nerveneintrittsstelle als eine grob granulirte, von Kernen verschiedener Grösse und verschiedenem Brechungsvermögen durchsetzte Masse. Weiter von der Eintrittsstelle des Nerven entfernt verschwindet dieses wirre Durcheinander, es zeigt sich das gewöhnliche contractile Muskelgewebe, in welchem man noch schwärzliche oder rothbraune Flecken, d. h. kleine Parthien eingeschmolzener Muskelsubstanz gewahrt.

Die umhüllende Membran, welche an den über dem Provil der Spindel erscheinenden Kernen auf eine geraume Strecke erkennbar ist, hört oft an einer Stelle auf, die deutlich durch das plötzliche Auseinanderweichen von Muskelfäden mit intacter Querstreifung markirt wird. Hier zeigen sich nun 4, 5 bis 10 Primitivbündel, jedes mit einer in der Axe der Muskelfaser gelegenen Kernreihe. Es hat den Anschein, als ob sich hier eine Faser in viele kleinere Fasern spaltet und als ob dieser Theilungsprocess innerhalb jener grob granulirten Masse vor sich gehe. In Wahrheit existirt jedoch die Trennung der Fasern durch die ganze Spindel hindurch und es ist die gemeinsame Umhüllungsmembran der zutretenden Nerven, welche eine grössere oder kleinere Anzahl invidueller, junger Muskelfasern zum Zwecke der Innervation zusammengefasst hat. Es spaltet sich also in der Spindel nicht etwa eine Mutterfaser in mehrere Tochterfasern, sondern das Auseinanderweichen einer Anzahl von Fasern findet statt, weil sie durch die gemeinsame Umhüllungsmembran nur auf eine gewisse Strecke zusammengehalten werden. Die Thatsache, dass die Muskelfasern von vornherein als Einzelfasern in der Spindel lagern, lässt sich an jüngeren Muskelspindeln demonstriren, in welchen die Veränderungen, wie ich sie für die Einzelspindeln der Eidechse beschrieben habe, noch nicht in besonders grossem Umfange Platz gegriffen haben. Man kann hier beobachten, dass sich die Anfänge desselben Processes: Kerntheilung, Einschmelzung des contractilen Gewebes und Zusammenwachsen des Nerven mit der Muskelfaser

in ähnlicher Weise vollziehen, wie bei der Eidechse. An der Einzelspindel der letzteren hat man ein Paradigma für die Vorgänge in der zusammengesetzten Spindel des Frosches.

Wegen der vielen, übereinander liegenden Muskelfasern und ihrer dunklen Protoplasmamassen, sowie wegen der Masse wuchernder markhaltiger Nerven ist es unmöglich, die einzelnen Stadien des Muskelwachsthums und der Vereinigung von Muskelfaser und Nerv zu beobachten. Erst nachdem die provisorische, gemeinsame Umhüllungsmembran geschwunden ist und die einzelnen Muskelfasern frei geworden sind, erhält man an jungen Muskelfasern eine Einsicht in die Bildung der für den Frosch characteristischen Nervenendapparate (Fig. 20).

Statt der massenhaften Kernansammlung mit den Zwischenschichten von Protoplasma, in welcher sich die Terminalfasern bei der Eidechse vertheilen, sind es hier die durch ihre massigen Fortsätze unter einander in der Längsaxe verbundenen Muskelkörperchen, mit deren Zellenleibern die dicken Endfasern nach vorangegangener Gabelung verwachsen. In den jungen, eben erst innervirten Muskelfasern erscheinen die Endfasern des typischen Endbüschels als dicke, dunkle Stränge, an denen man nicht unterscheiden kann, was Nerv und was Protoplasmafortsatz ist. Mit zunehmendem Alter werden auch hier die Nervenfasern dünner und die Protoplasmafortsätze schwinden. Die Kühne'schen Besatzkörperchen sind als also Muskelkerne, d. h. Kerne von Muskelkörperchen, dessen Protoplasma sich bis auf winzige Ueberreste zu contractilem Gewebe umgewandelt hat. Sie sind in der Regel grösser als die gewöhnlichen Muskelkerne, weil sie an dem Ernährungscentrum liegen.

Kühne gelang es durch verlängerte Einwirkung sehr verdünnter Salzsäure die quergestreifte Substanz der Muskelfasern zum Schwinden zu bringen, so dass nur der Sarcolemmschlauch mit der frei darin flottirenden Nervenendigung übrig blieb. Die Besatzkörperchen blieben hierbei an den Endfasern haften. Hieraus zog Kühne den Schluss, dass die ersteren nichts mit den Muskelkernen zu thun haben. Auch mir sind solche Bilder bekannt an Präparaten, welche ich durch verlängerte Ameisensäurewirkung erhielt; doch konnte ich an ihnen sehr häufig den anhaftenden Protoplasmastrang nachweisen, in welchem die Kerne eingebettet lagen. Durch die Reste von Muskelkörperchenprotoplasma bleiben

also die „Besatzkörperchen“ mit der Nervenendfaser im Zusammenhange. Ausserdem kann man durch verschiedene Einstellungen mit der Micrometerschraube nachweisen, dass die Kerne unter, nie über, höchstens manchmal durch Druck und Verschiebung neben den Terminalfasern liegen.

Man könnte aber fragen, wie es denn komme, dass es Terminalfasern giebt, die nicht mit Besatzkörperchen versehen sind, also nicht mit Muskelfasern in Verbindung stehen? Für die Erklärung dieser Thatsache muss ich wieder auf die Betrachtung des Jugendzustandes der Muskelfaser zurückweisen, in welchem die Muskelkörperchen durch Protoplasmafortsätze untereinander verbunden sind. Es genügt, dass sich der Nerv mit einem solchen Protoplasmafortsatz in Verbindung setzt. Beim späteren Wachsthum geht der Zusammenhang mit den Muskelkörperchen verloren durch Umwandlung des Protoplasmas in contractile Substanz.

Es giebt aber im typischen Nervenendbüschel des Frosches noch eine andere Art Kerne der Terminalfasern, die man gewöhnlich an den Theilungsstellen der letzteren antrifft und meist eine dreieckige Gestalt zeigen (Fig. 22 a a). Sie liegen in einer Ebene mit den Nervenfasern und wahrscheinlich ausserhalb des Sarcolemms. Ich halte sie für Kerne der Schwann'schen Scheide, also für Nervenkerne. Sie sind jenen Kernen gleichwerthig, die man häufig an Bifurcationen markloser Fasern zwischen den Muskelfasern antrifft.

Grundkerne, welche histogenetisch auch nur Muskelkerne, jedoch von veränderter, meist rundlicher Gestalt oder in veränderter Längsaxenlage sind, kommen zwar im typischen Endbüschel nicht so häufig vor wie in der Endplatte, doch fehlen sie nicht absolut und markiren oft, wie in der Endplatte der Eidechse, Umbiegungs- und Theilungsstellen der intramuskulären Nervenendfasern (Fig. 22 c c).

Ausser den typischen Endbüscheln kommen auch Endapparate beim Frosch vor, welche sich der Form der Endplatte nähern[1]). Dieselben kommen in ähnlicher Weise wie bei der Eidechse zu Stande, indem sich an der Eintrittsstelle des Nerven eine grössere Kernanhäufung, also eine ausnahmsweise regere Muskelkörperchenwucherung einstellt, in deren Protoplasma-

1) Vgl. dieses Archiv XXI. Bd. Taf. VII Fig. 2.

schichten die Endfasern der Nerven in den verschiedensten Richtungen verlaufen. Bei der Endplatte sind also die für die Verbindung mit den Nerven bestimmten Muskelkörperchen dichter zusammengedrängt, bei dem Endbüschel liegen sie weiter auseinander. Daher die protoplasmatische Zone bei jener, die bei diesem fehlt, wenigstens bei alten Muskelfasern. Je älter die letzteren, desto mehr verschwindet die Zone. Ich möchte jedoch darauf aufmerksam machen, dass der grössere oder geringere Umfang der Protoplasmazone auch durch eine mehr oder minder rege Muskelthätigkeit des Thieres und den dadurch bedingten Stoffumsatz beeinflusst sein könnte.

Auch an den Muskelspindeln des Frosches trifft man, wenn man dieselben lang genug erhält, immer markhaltige Nerven der II. Ordnung und marklose Nerven, die sich mit den in der Spindel gelagerten Muskelfasern ohne nennenswerthe Veränderungen in ihnen hervorzurufen, in Verbindung setzen (Fig. 18a). In dieser Figur erscheint der Nerv auffallend dick für einen Nerven der II. Ordnung; doch wird dies weniger befremdend erscheinen, wenn man bedenkt, dass alle wachsenden Nerven viel grössere Dickendurchmesser haben, als die ausgewachsenen.

An den Endigungen markloser Nerven jüngerer Muskelfasern lässt sich das Verhältniss zwischen Terminalfaser und Muskelkörperchen noch klarer demonstriren als an den gewöhnlichen musculären Endapparaten (Fig. 23). An Profilbildern kann man den Unterschied zwischen Geästkernen und Besatzkörperchen darthun (Fig. 24). In Bezug auf die ersteren würde es bei der Flächenansicht unmöglich sein, ihre intra- oder extramuskuläre Lage zu bestimmen. Aber auch bei solchen Profilbildern, in welchen die Nervenkerne dicht der Muskelfaser aufgelagert erscheinen, kann man oft zweifelhaft über ihre Lage sein. Ich bin der Ansicht, dass diese Geästkerne der Endapparate markloser Nerven sowohl epilemmal als hypolemmal gelagert sein können.

Auf die Muskelspindeln des Frosches gründete Weismann seine Lehre von der Neubildung der Muskelfaser durch Zweitheilung. Diese Auffassung hat unter den Autoren Anklang gefunden; Kölliker[1]), Frey[2]) und Krause[3]) acceptiren sie. Letzterer

1) l. c. p. 174.

2) l. c. p. 327.

3) l. c. p. 499.

behauptet, dass die Vermehrung der Muskelfasern dadurch geschehe, dass die Nervenfaser der Endplatte wuchere. Nach meiner Darstellung nun handelt es sich bei den Muskelspindeln des Frosches nicht um eine Abspaltung bereits differenzirten, quergestreiften Gewebes, sondern um Bildung neuer protoplasmatischer Massen, welche sich erst abspalten und dann weiter differenziren.

Weismann[1]) beschreibt, ohne jedoch die zugehörigen Nerven gesehen zu haben, die schon früher von Kölliker gesehenen Muskelspindeln des Frosches in folgender Weise: „Nicht selten sind solche Gruppen feiner (Muskel-) Fasern in der Mitte ihrer Länge in einer mehr oder minder langen Strecke zu einem Strang verbunden, und zwar erscheinen sie hier oft wie eingehüllt von einer matten, körnigen Substanz, durch welche hindurch man undeutlich die einzelnen Fasern verfolgen kann. Nicht selten liegen an solchen Stellen kleine Kerne in dicht gedrängten Gruppen innerhalb der Fasern.“

Allerdings fällt ihm die Umhüllungsmasse auf, „welche sich fast constant an dem Vereinigungspunkte der Fasern vorfindet, dieselben scheinbar zusammenhält und dem Blicke mehr oder weniger entzieht.“ Diese Umhüllungsmasse ist eben jene Ausbreitung der bindegewebigen Nervenscheide. Auch die „kolbige Masse granulirter, grobkörniger Marterie und die spindelförmigen Zellen des Bindegewebes, welche im Verein mit Capillaren diese Stelle umhüllen“, sind ihm auffällig. Auf eben jene grobkörnige Masse, welche, wie ich nachgewiesen habe, Protoplasma, nicht aber Fett ist, gründet er die Behauptung von einem Zugrundegehen der Mutterfaser.

Auch v. Wittich[2]) scheint durch diese Protoplasmamassen zu der Annahme veranlasst worden zu sein, dass eine Neubildung von Muskelfasern unter gleichzeitiger fettiger Degeneration der vorhandenen Fasern stattfinde. Diese Ansicht scheint heutzutage allgemein als Axiom betrachtet zu werden, wenigstens was die Batrachier anbetrifft.

Nach meinen Untersuchungen aber findet eine physiologische Fettdegeneration von Muskelfasern nicht statt.

Als wahrscheinlich muss ich die Neubildung von Capillaren

---

1) l. c. p. 269.

2) Königsberger Jahrbücher Bd. III p. 46.

bezeichnen, die ich allerdings nicht direct beobachtet habe. Bei den Muskelspindeln fiel mir öfters der innige Zusammenhang auf, in welchem Capillaren mit diesen Gebilden stehen.

Das Sarcolemm.

Weder ist das Sarcolemm der ausgewachsenen Muskelfaser mit Kölliker als Zellmembran aufzufassen, welche unter Verlängerung der Faser weiter wächst, noch ist es, wie andere Autoren wollen, eine Bindegewebsauflagerung aus dem Perimysium internum. Bei der jungen, noch nicht innervirten Faser entspricht es allerdings der Zellmembran, oder vielmehr den untereinander verschmolzenen Membranen vieler Zellen, d. h. der Muskelkörperchen. Bei älteren, innervirten Muskelfasern dagegen kommt zu dem structurlosen Sarcolemm auf eine erhebliche Strecke zu beiden Seiten von der Einmündungsstelle des Nerven noch die Ausbreitung der Henle'schen Scheide. Das Sarcolemm ist also auf eine gewisse Strecke eine mehrschichtige Membran. Hin und wieder gelingt es atrophirende Kerne in ihr nachzuweisen, die ursprünglichen Kerne der Henle'schen Scheide.

Ewald[1]) beschreibt an Silberbildern constant vorkommende kleinere ovale weisse Flecken mit feinen, mitunter verzweigten Ausläufern, welche theils parallel, theils schräge, ja sogar senkrecht zur Muskelfaser gestellt sind. Goldpräparate scheinen sich nicht besonders zur Darstellung dieser Kerne zu eignen. Von Silberpräparaten habe ich keine Erfahrung. Jedenfalls aber handelt es sich an den Bildern und in der Beschreibung um wirkliche Sarcolemm- und nicht um Muskelkerne.

Tannhofer[2]) fand mittelst des Verdauungsverfahrens, dass das Sarcolemm aus separaten Platten besteht. Die äussere bezeichnet er als hyalin; sie besitzt selten Kerne, und dann nur wenige. Er nennt sie die äussere oder hyaline Membran des Sarcolemms. Hier wäre also anatomisch der Beweis gebracht von dem, was ich entwick-

1) Ueber die Endigung der motor. Nerven in den quergestr. Muskeln. Pflüger's Archiv Bd. XII p. 539.

2) Beiträge zur Histologie der Nervenendigungen der quergestreiften Muskeln. Dieses Archiv Bd. XXI 1. Heft S. 27 ff.

lungsgeschichtlich auseinander gesetzt habe. Ich selbst habe, da ich das Verdauungsverfahren nicht anwendete, die verschiedenen Lamellen des Sarcolemms an ausgewachsenen Muskeln nie gesehen, sondern stets nur an Muskelspindeln. Wenn man so will, besteht das Sarlolemm eigentlich aus drei Membranen, nämlich der bindegewebigen Ausbreitung der äusseren Lamelle, dann der inneren Lamelle der Henle'schen Scheide und endlich dem eigentlichen Sarcolemm. Dass der Nerv durch die Endplatte nicht unmittelbar mit der Muskelsubstanz in Verbindung steht, da er durch eine kernige membranartige Lamelle von dieser geschieden sei, wie Tannhofer behauptet (pag. 32), und dass in den Muskeln des Frosches sich der Nerv zwischen den beiden Lamellen des Sarcolemma ausbreite und eine Endplatte an der inneren kernigen Lamelle des Sarcolemma bilde (pag. 35), steht in scharfem Contrast zu den von mir geschilderten entwicklungsgeschichtlichen Vorgängen.

Die Muskelspindeln der Maus

sind schon genau von Kühne beschrieben und abgebildet worden. Auch hier handelt es sich, wie beim Frosch, um zusammengesetzte Spindeln, an denen die im Innern vorgehenden Wachsthumsveränderungen schwer erkennbar sind. Dagegen war ich durch sie befähigt, Aufschluss über die eigenthümliche Kerntheilung in den jungen wachsenden Muskelfasern zu erlangen (Figg. 25 und 25A).

Für den Fall, dass es bezweifelt werden möchte, dass man es bei den Muskelspindeln in der That ausschliesslich mit Wachsthums- nicht aber mit degenerativen Processen zu thun habe, habe ich eine ältere Muskelspindel abgebildet (Fig. 26), in welcher die im Werden begriffenen Endplatten sich zeigen. Das Ganze ist noch durch die provisorische bindegewebige Hülle eingeschlossen. Wie beim Frosche, treten hier oft eine grössere Anzahl von Nerven zu einem Strange vereinigt ein.

Die bündelweise Versorgung der Muskelfasern mit Nervenapparaten erklärt auch die Thatsache, dass man die letzteren fast immer gruppenweise zusammen trifft. Auch dies habe ich durch eine Abbildung dargestellt und zwar nach einem sehr gut gelungenen Goldpräparate (Fig. 27).

Charakteristische Nervenapparate von feinen markhaltigen

(II. Ordn.) oder marklosen Nerven, denen bei der Eidechse und dem Frosche vorkommenden entsprechend, habe ich im Muskel der Maus nicht aufzufinden vermocht. Dagegen fand ich sehr kleine Endplatten als Endigungen feiner markhaltiger Nerven, die sich aber in der Form nicht wesentlich von den als motorisch anerkannten unterschieden. Marklose Nervenfasern scheint es ausser an den Gefässen, im Muskel der Maus nicht zu geben.

In Vorstehendem habe ich versucht, die Genesis der Nervenendapparate im quergestreiften Muskel zu geben. Die vorliegende Frage spielt also in die Entwicklungsgeschichte hinüber und widerlegt, wie mir scheint eine Auffassung, die seiner Zeit so grosses Aufsehen erregt hat. „Hensen nimmt bekanntlich an, dass die Nervenzellen der Centraltheile und die peripherischen Endorgane, in denen die Nervenfasern enden, die er in erster Linie überall als Zellen sich denkt (Muskelzellen, sensible Endzellen), von den allerfrühesten Zeiten der embryonalen Entwicklung an untereinander in Verbindung sind und in steter Verbindung bleibend weiter wuchern, wobei beliebig oft wiederkehrende Zellentheilungen und Spaltungen der Verbindungsfäden desselben, ohne oder mit Trennung der betreffenden Theile, jede nöthige Menge von Zellen und Fasern und jeden Verästelungstypus der letzteren zu erklären geeignet wären“ [1]). Der Vereinigungsprocess der vorher von einander getrennten Muskelfasern und Nerven, wie ihn die Muskelspindel zu beobachten Gelegenheit bietet, spricht nicht für Hensen. Ebenso sprechen die Resultate meiner Beobachtungen (natürlich nur für das postembryonale Wachsthum) gegen die Kölliker'sche Lehre, „dass die motorischen Nervenfasern mit ihren Axencylindern aus den Nervenzellen des Markes hervorwachsen und ununterbrochen bis in die Peripherie wuchern, während ihre kernhaltigen Scheiden einer Umhüllung der Axencylinder mit peripherischen Zellen ihren Ursprung verdanken“ [2]). Die principielle Frage, ob ein Nerv in oder mit einer Zelle endige, wie Waldeyer sich aus-

---

1) Kölliker, Entwickelungsgesch. p. 602.

2) Ebendaselbst p. 601.

drückt[1]), ist dahin zu beantworten, dass die Endigung in, resp. an einer Zelle stattfindet. Der Nerv sucht die Muskelzelle auf und vereinigt sich mit ihr. Somit würde also die Kleinenberg'sche Behauptung, die von Gerlach anatomisch zu begründen gesucht wurde, dass die Muskelfaser als contractile Endausbreitung des Nerven aufzufassen sei, in strengem Wortsinne nicht aufrecht zu erhalten sein, wenn auch eine Verwachsung zwischen Nerv und demjenigen Protoplasma, welches die contractile Substanz aus sich herausbildet, an einer begrenzten Stelle stattfindet.

Vorliegende Arbeit ist das Resultat einer Reihe von Untersuchungen, welche im Winter 1881—1882 im Strassburger anatomischen Institute begonnen und später zu Ende geführt wurden.

Erklärung der Figuren auf Tafel XII und XIII.

Fig. 1. Eine Muskelfaser aus dem M. Sterno-radialis des Frosches, die Protoplasmaverbindungen der Muskelkörperchen und ihren allmähligen Uebergang in Muskelstäbchen zeigend.

Fig. 2. a Ebendaher; ein Muskelkörperchen mit Fortsatz isolirt; b maschenartige Verbindung der dicken Fäden; dazwischen die dünnen; c Querschnitt einer Muskelfaser aus dem Pectoralis major der Maus mit Punkten in den Cohnheim'schen Feldern (alles Goldschorid); d Querschnitt einer Muskelfaser von Hydrophilus piceus mit denselben Punkten. Osmium-Goldpräparat. e Theil einer Muskelfaser aus dem M. Sterno-radialis der Maus mit Reihen grober und feiner Fäden; f Schema der nicht geschrumpften, g der geschrumpften, groben Stäbchen; H Hensen'sche Linie, K Krause'sche Linie.

Fig. 3. Muskelfaser aus dem Triceps femoris von Lacerta muralis, mit Kernsäule.

Fig. 4. Muskelfaser aus dem Pectoralis major der Maus, die beginnende Muskelkörperchenkette aufweisend.

Fig. 5. Ebendaher, ein vorgerückteres Stadium darstellend.

---

1) Dieses Archiv XVII. 367.

Fig. 6. Denselben Gegenstand illustrirend; Muskelfaser aus der Zunge eines Kaninchens.

Fig. 7. Muskelspindel aus dem Schwanz von Lacerta muralis; frühstes Stadium. a Muskelkörperchen mit vergrössertem Protoplasmahofe, b äussere, c innere Lamelle der Henle'schen Scheide.

Fig. 8. Dasselbe. Der Nerv d, nachdem er an einer Einschnürungsstelle (e) mit der Muskelfaser in Verbindung getreten ist, geht weiter, an der Faser entlang.

Fig. 9 u. 10. Dasselbe, das Stadium der Einschmelzung darstellend. Beide Spindeln mit Endapparaten markloser Nerven versehen (in b und c). In Fig. 10 setzt sich der markhaltige Nerv a mit der Spindel in Verbindung, Nerv b geht weiter, an der Muskelfaser entlang. Die marklose Faser des Endapparates bei c ist losgerissen.

Fig. 11. Junge Spindel, erste Kerntheilung darstellend. aa Muskelkerne, b äussere, c innere Lamelle der Henle'schen Scheide, d markloser Nerv mit Endapparat.

Fig. 12. Spindel mit zwei markhaltigen Nerven.

Fig. 13. Aeltere Spindel, in welcher sich schon eine Andeutung einer Endplatte zeigt.

Fig. 14. Ganz junge Spindel. Bei a theilt sich der Nervenkern und bereitet sich eine Einschnürungsstelle vor.

Fig. 15. Spindel, welche den Vorgang bei der Vereinigung eines marklosen Nerven mit einer Muskelfaser darstellt.

Fig. 16. Spindel, Kerntheilung und Einschmelzung zeigend. Aus der Endplatte einer benachbarten Muskelfaser kommt ein markloser Nerv, welcher sich mit der Spindel in Verbindung setzt. Bei bb ist das contractile Gewebe vollständig eingeschmolzen.

Fig. 17. Endplatte, das gegenseitige Verhalten von Endfasern, Muskelkernen und Protoplasma zeigend.

Die Zeichnungen 7—17 sind alle nach Präparaten aus den Schwanzmuskeln von Lacerta muralis angefertigt.

Fig. 18. Muskelspindel aus dem M. sterno-radialis des Frosches. Ausser einem Bündel dicker markhaltiger Nerven tritt ein dünner markhaltiger Nerv in die Spindel ein bei a.

Fig. 19. Muskelspindel eben daher mit einem markhaltigen Nerven mit lamellärer Bindegewebsscheide. Beide Spindeln zeigen deutlich die Umhüllungsscheide.

Fig. 20. Ein junges Endbüschel aus dem M. sterno-radialis des Frosches das Wesen der Besatzkörperchen klarlegend. aa die Besatzkörperchen (Muskelkörper).

Fig. 21. Eben daher, die Doldenform im Entstehen begriffen zeigend. Frühes Stadium mit vielem Muskelkörperchenprotoplasma. aa Besatzkörperchen (Muskelkerne), bei bb Haufen von Muskelkörperchen mit vorbereitenden Phasen zur Bildung der Enddolde.

Fig. 22. Typisches Endbüschel des Frosches mit aa Kernen der Schwann'schen Scheide (Nervenkernen), bb Besatzkörperchen (Muskelkernen), cc Grundkernen (unregelmässig gelagerten Muskelkernen).

Fig. 23. Endapparat eines marklosen Nerven an einer Muskelfaser, das Verhältniss der hypolemmalen Fasern zu den Muskelkörperchen und ihren protoplasmatischen Verbindungsfäden darstellend, aaa gewöhnliche Muskelkerne, b unregelmässig gelagerter Muskelkern (Grundkern). c Kern der Schwann'schen Scheide (Nervenkern). M. sternoradialis, Frosch.

Fig. 24. Ein ähnlicher Endapparat im Profil an einem Fragment einer Muskelfaser. aa etc. Muskelkerne, bb Kerne der Schwann'schen Scheide.

Fig. 25. Muskelspindel der Maus mit zwei Bündeln markhaltiger Nerven. In dieser zusammengesetzten Spindel liegt eine Einzelspindel, welche die Querstellung der Muskelkerne und ihre Theilung veranschaulicht.

Fig. 25A. Eine Einzelspindel (Maus) mit Querstellung der Kerne. Die Theilung der Kerne hat bis jetzt nur in einer Richtung stattgefunden.

Fig. 26. Aeltere Muskelspindel der Maus. Die Endplatten sind im halbfertigen Zustande. Die gemeinsame Umhüllungsmembran ist noch vorhanden.

Fig. 27. Gruppe von fertigen Endapparaten. Die Gruppe entspricht ungefähr dem frei gewordenen Inhalte einer Spindel (Pectoralis der Maus).

Ueber einige Färbungsmethoden, besonders für krankhafte Gewebe, mittelst Safranin und deren Resultate.

Von

Dr. **Victor Babes (iu)**

aus Budapest.

Das Safranin ist das Chlorhydrat einer Base $C_{21}H_{20}N_{24}$ von unbekannter Constitution, vielleicht auch kein einheitlicher Körper. Derselbe nimmt eine Zwischenstufe zwischen den eigentlichen Anilinfarbstoffen (Rosanilin) und dem Amidoazobenzol (Anilingelb) ein, aus welch letzterem und Echappé (ein Gemenge von Körpern verschiedener Flüchtigkeit der Toluidinreihe, deren flüchtigstes das Anilinöl ist) durch Oxydation mittelst Arsensäure oder Chrom-

säure das Safranin dargestellt wird. Je nach der Verschiedenheit der Darstellungsweise, namentlich des verwendeten Echappé, wird das Safranin Verschiedenheiten der Zusammensetzung zeigen, welche namentlich in Farbennuancen, in stärkerer oder minder starker Löslichkeit, in Verschiedenheit der Crystallisationsform zum Ausdruck kommen.

Alle Safraninpräparate werden von reduzirenden Agentien sehr wenig angegriffen, sie werden durch Säuren zerstört und durch Alkalien gefällt, sind in Alkohol sehr leicht, in Wasser weniger löslich.

Das durch die Anilinfabrik in Ludwigshafen erzeugte grosskrystallinische Präparat zeigt zwei verschiedene dichroitische Krystallformen, tiefrothe breite und blassgelbe schmälere Tafeln, während das in Pulverform in den Handel kommende (Bindschedler und Busch in Basel) umkrystallisirt immer nur eine Krystallform, gelbrothe strahlig gruppirte zugespitzte Säulen und amorphe gelbrothe Körner zeigt. Das krystallinische Präparat ist im Wasser besonders in der Wärme sehr leicht löslich, während das gepulverte (besonders das Baseler) sich in Wasser wenig löst und wenn in der Wärme in grösserer Menge gelöst, nach dem Erkalten zum Theil wieder heraus fällt. Die Lösung des krystallinischen Präparates ist feurig roth, ins violette spielend, während die des gepulverten schön carminroth erscheint. Trotz dieser Verschiedenheiten geben beide Präparate thierischen Geweben gegenüber ganz ähnliche Resultate.

Das Safranin wurde bekanntlich von Ehrlich[1]), Flemming[2]), Strasburger[3]), Pfitzner[4]) u. A. in wässrig-alkoholischer Lösung zum Studium der Zellen, besonders der Kerntheilung verwendet.

Ehrlich färbte zum Studium der Plasmazellen in wässriger Lösung und behandelte dann mit alkoholischer Essigsäure, ein Verfahren, welches mir für pathologische Untersuchungen keine guten Resultate ergab.

Weiss verwendete das Safranin zum Nachweise von Amyloid, das gelb gefärbt wird, eine nicht ganz verlässliche Reaction.

1) Arch. f. mikroskop. Anat. XIII.

2) Arch. f. mikroskop. Anat. XX.

3) Dass. Arch. XXI.

4) Morphol. Jahrb. VII u. Arch. f. mikroskop. Anat. XX.

Flemming verfuhr wie folgt: Die Schnitte blieben etwa 12 Stunden hindurch in einer zur Hälfte mit Wasser versetzten concentrirten alkoholischen Safraninlösung, wurden dann in Wasser ausgewaschen, in Alkohol entwässert, kamen nun in Nelkenöl und wurden in Damarlack eingeschlossen. Hierbei wurde namentlich von Flemming betont, dass die der Färbung folgenden Prozeduren möglichst schnell aufeinander zu folgen haben, damit der Farbstoff nicht ausgezogen werde.

Durch diese Methode wurden die Kerntheilungsfiguren, namentlich die Kernplatte, die Knäuel, Stern- und Kranzform schön roth gefärbt, während Spindel und Verbindungsfäden farblos blieben. Ausserdem bemerkte Strasburger in ruhenden Pflanzenkernen, dass die in ein Gerüst eingeschlossenen Körner, sowie die Nucleolen ebenfalls roth gefärbt werden. Strasburger bemerkte zwar, dass der Nucleolus sich oft etwas anders färbt als das Gerüste, doch scheint derselbe diesem Umstande kein besonderes Gewicht beizulegen; auch Flemming fand bei Anilingrünfärbung, dass der Nucleolus sich etwas anders verhält als das Kerngerüste, indem derselbe die Farbe längere Zeit festhält.

Indem ich nun beabsichtigte, die durch Arnold nachgewiesenen Kerntheilungsfiguren in Geschwülsten zum Gegenstand eingehender Studien zu machen, suchte ich zunächst eine Methode, die Figuren schnell und deutlich darzustellen. Man erreicht diesen Zweck zwar hie und da bei sehr frisch in starken Alkohol gehärteten Präparaten, namentlich bei schnell gewucherten Brustdrüsen- und Uteruskrebsen, so wie in manchen Cystenflüssigkeiten ohne weiteres. Man sieht hier ohne jede Behandlung, dann nach Färbung mit Haemotoxylin, mit Alauncarmin, Eosin etc. oft zahlreiche Kerntheilungsfiguren; die Hauptsache bleibt auch hier Isolirung der Zellen oder sehr feine Schnitte (Thoma's Microtom).

Bei anderen Geschwülsten aber, bei welchen eben die Topographie der Kerntheilungs-Bilder wichtige Aufschlüsse geben sollte, waren diese Methoden, ja selbst Flemming's Safraninfärbung, oft nicht genügend und zwar aus folgenden Gründen:

1) Weil die verschiedenen Farbstoffe verschiedene Dinge färben, welche kleine Kerntheilungsfiguren und deren Details verdecken können.

2) Weil es öfters, trotz sorgfältigster Härtung und Einbettung, nicht gelingt, von dicht- und kleinzelligen Geweben Schnitte von

der Dicke bloss einer Zelllage zu erhalten, so dass bei der Färbung anderer Zellbestandtheile als der Theilungsfiguren, dieselben übersehen werden können.

3) Da es mir darum zu thun war, mit geringen Vergrösserungen schnell, wenn auch bloss vereinzelte Figuren zu entdecken.

4) Da es bei pathologischen Objecten oft wünschenswerth war, möglichst bald untersuchen zu können.

All dem wird in befriedigender Weise durch eine einfache Methode der Safraninfärbung entsprochen, die sich anscheinend von Flemmings Methode sehr wenig unterscheidet, dennoch aber ganz verschiedene Bilder giebt.

Man bringt möglichst feine Schnitte der in starken Alkohol oder auch in Chromsäure gehärteten Gewebsstückchen in eine wässrige Lösung in der Wärme aufgelösten Safranins oder in eine Mischung conzentrirt wässriger und conzentrirt alkoholischer Safraninlösung (1:1), lässt die Schnitte etwa eine halbe Stunde in derselben, überführt sie dann in Wasser (wäscht sie ein wenig aus), dann in absoluten Alkohol, indem man möglichst schnell entwässert (einige Minuten), dann in Terpentin und endlich in Canadabalsam. Alkohol entzieht den Schnitten so viel Farbstoff, dass dieselben kaum noch röthlich gefärbt erscheinen. Die noch am Schnitte haftende Farbe wird dann durch Terpentin fixirt, während das von Flemming verwendete Nelkenöl denselben auszieht. Manche Gewebe halten den Farbstoff besonders hartnäckig. Nur diese vertragen einen ganz kurzen Aufenthalt (einige Secunden) in Nelkenöl. Hierauf erfolgt Verschluss in Canadabalsam. Derart hergestellte Präparate sind sehr durchsichtig und kaum noch röthlich gefärbt, zeigen aber unter dem Mikroskop überraschende Bilder. Alles, mit Ausnahme folgender Gebilde, erscheint farblos:

Im Kern mancher weisser Blutkörperchen finden sich ein oder mehrere stark gefärbte hyaline Kugeln, Nucleolen. Im Kerne sich theilender weisser Blutkörperchen, sowie in den meisten Zellen schnell wuchernden Granulationsgewebes tritt an der Peripherie ein Kranz feiner rother Punkte auf, oder in demselben bilden ähnliche Punkte eine Sternfigur, die sich von jener grösserer Zellen besonders durch ihre Feinheit und durch die Geringfügigkeit der sich färbenden Substanz unterscheidet. Bei der Theilung scheinen sich diese Zellen anders zu verhalten als grössere Zellen, indem

ich weder Spindel noch Tonnenform etc. in denselben wahrnehmen konnte, wohl aber sind biscuitähnliche Formen nicht selten.

Die rothen Blutkörperchen werden an ihrer Peripherie tiefroth gefärbt, besonders scharf erscheint die Farbe in schnell wucherndem Granulationsgewebe. Dann erscheinen manche Gefässe von tiefrothen hyalinen Schollen, die oft weisse Blutkörperchen einschliessen, ausgefüllt. Endlich findet man in und neben den Gefässen oft länglich wulstige, fichtenzapfenähnliche hyaline Bildungen von der Grösse der Wanderzellen gefärbt. Letztere Gebilde treten bei intensiver Safraninfärbung deutlicher hervor. Aehnlich färbt sich die hyaline Knorpelsubstanz.

Wo Gefässneubildung besteht, erscheint in den Sprossen ein loser Knäuel sternförmiger oder kranzförmiger Fäden wie Kerntheilungsfiguren schön roth gefärbt. In Geschwülsten (Angio- und Myxosarcomen etc.) findet man oft nichts gefärbt als diese Gebilde in den in grosser Anzahl vorhandenen Gefässsprossen, die gewöhnlich kolbig verdickt, oft zellig individualisirt sind. Ganz ähnliche Gebilde finden sich häufig ohne Zusammenhang mit der Gefässwandung. Diese Zellen erreichen die Grösse von 10 μ, sind gelblich, homogen, nicht selten aber gänzlich von einem mit Safranin intensiv gefärbten Knäuel erfüllt. Im Innern derselben findet sich manchmal eine durch den Kernknäuel kranzartig begrenzte — hie und da gelbliche Schollen enthaltende — Vacuole. Wahre Riesenzellen der Geschwülste zeigen in manchen Kernen Bilder, wie ich solche bei Leucocyten erwähnte, und neben diesen indirecte Theilungsvorgänge gefärbt, während oft alle übrigen Geschwulstelemente farblos bleiben. In Spindelzellensarcomen zeigen nur die Kerne solcher Zellen, die in inniger Beziehung zu Gefässen stehen, Theilungsvorgänge, während alles übrige entfärbt ist. In allen grosszelligen Sarcomen und Carcinomen aber findet sich fast in jedem Zellkerne der Nucleolus intensiv roth gefärbt, während alles übrige ungefärbt bleibt. In wuchernden Carcinomen sind fast in jedem Kerne 2—4 rundliche, tiefroth gefärbte hyaline Nucleolen grösser als in den normalen Epithelien (bis zur Grösse rother Blutkörperchen) enthalten.

Ueberhaupt kann man mit Hilfe dieser Methode, durch welche das ruhende Kerngerüst nicht mitgefärbt wird, die Rolle des Nucleolus bei der Zelltheilung studiren. Vorläufig will ich nur bemerken, dass es pathologische Zelltheilungen gibt, bei welchen der Nucleolus,

allein ungemein vergrössert, plumpe Figuren bildet (Sterne, Platten etc.), dass es Bilder gibt, welche für eine Differenzirung des Nucleolus bei der Zelltheilung sprechen, dass bei endogener Zellbildung, welcher bei Geschwulstbildung, besonders bei grosszelligen, namentlich malignen gefärbten Geschwülsten eine grosse Rolle zukommt, der Nucleolus es ist, von dem jede Zelle einen Antheil erhält, ohne dass man hierbei gewöhnlich Kerntheilungsfiguren sieht. Manchmal aber findet man in einer Zelle indirecte und derartige endogene Theilungsprocesse zusammen.

In den grosszelligen malignen Geschwülsten sieht man mittelst dieser Methode sehr leicht jede Kerntheilungsfigur als stern- oder kranzförmige —, =, +, H, N oder ⊦⟨, manchmal auch complizirtere Gebilde schön karminroth im farblosen Gesichtsfelde hervortreten. Die Spindel und die Verbindungsfäden bleiben ungefärbt, sind aber vermöge ihres starken Lichtbrechungsvermögens gut zu erkennen. Besonders für Melanosarcome leistet diese Methode gute Dienste, bei welchen die Theilungsphasen der Pigmentzellen prächtig hervortreten, die bei jeder andern Färbung mehr oder weniger verdeckt bleiben. Bei schnell wuchernden kleinzelligen Geschwülsten, so bei Lymphosarcomen, bei manchen kleinzelligen Spindelzellensarcomen scheint oft die ganze Zelle gefärbt zu sein. Bei genauerer Beobachtung sieht man aber, dass fast die ganze Zelle von einer regelmässigen zierlichen Kernfigur eingenommen erscheint.

Diese Methode der Färbung ergiebt demnach wichtige Aufschlüsse über die Kernstructur und erleichtert das Auffinden von Kerntheilungsfiguren in eminenter Weise, so dass man dieselben mit Objectiv 4 Hartn. entdecken, sowie deren Topographie und das Wesen jener Elemente, welche das Wachsthum der Geschwulst bedingen, erkennen kann.

Anders müssen wir verfahren, wenn wir in das Detail der Zellstructur und anderer Gewebsbestandtheile eindringen wollen. Am schnellsten gelangen wir hier zum Ziele mittelst folgender Methode: Eine übersättigte Safraninlösung (Baseler Fabrik) wird auf 60° erwärmt und warm filtrirt. Nach Abkühlung des Filtrates trübt sich dasselbe, indem feine crystallinische Theilchen darin suspendirt sind. Ein geringes Quantum dieser Flüssigkeit wird auf ein Uhrschälchen gebracht, in dieselbe werden die Schnitte gelegt und über einer Spirituslampe ganz wenig — einige Secunden lang — erwärmt, bis die Flüssigkeit wieder klar gewor-

den ist. Nun lässt man eine Minute lang stehen, wäscht dann die Schnitte in Wasser aus und behandelt wie früher. Der Schnitt ist dann nach einigen Minuten in Canadabalsam und schön rosaroth gefärbt. Zu bemerken ist, dass Gewebe, welche Farbstoffe überhaupt schwer annehmen, mehrere Male von Neuem erwärmt werden sollen, um eine schöne gleichmässige Färbung zu erzielen. Microscopisch sieht man an den gelungenen Präparaten eine Färbung, welche an Schönheit und Zartheit die besten Carminfärbungen übertrifft. Namentlich die Zeichnung in den Kernen ist sehr deutlich. Die bei der früheren Methode so auffallende Färbung der Nucleolen tritt vor der netzförmigen Zeichnung zurück. Die Kernfiguren treten prächtig tiefroth gefärbt auffallend vor den übrigen Zellbestandtheilen hervor. Wenige Körner am Pole der Spindel, sowie das Zellprotoplasma sind blassrosa.

Besonders für Gewebe mit zarter Structur ist diese Prozedur sehr geeignet, ausserdem kann ich dieselbe für Bacterien empfehlen. Trotz aller empfohlenen und wirklich guter Färbungsmethoden für Micrococcen glaube ich für viele Fälle doch dem Safranin den ersten Platz einräumen zu müssen. Safranin ist zunächst ein beständiger Farbstoff, färbt die Bacterien ungemein scharf und schön und giebt ihnen endlich eine von den übrigen Geweben scharf unterscheidbare Farbennuance, während auch das übrige Gewebe schön gefärbt erscheint. Mittelst der an erster Stelle erwähnten Färbungmethode färben sich nur die erwähnten Gewebsbestandtheile und Bacterien, letztere glänzend roth; mittelst der zweiten Methode treten dieselben im schön rosaroth gefärbten und detaillirtem Gewebe braunroth leuchtend hervor und kein einzelner Micrococcus entgeht der Beobachtung; grössere Bacilllen werden ebenfalls gefärbt, doch schwächer, während Tuberkel- und Leprabacillen (selbst nach Ehrlich's Methode) ungefärbt bleiben. Noch ein eigenthümliches Verhalten kommt dieser Färbung glasiger Gewerbsnecrose gegenüber zu. Derart verändertes Gewebe wird gleichmässig intensiv gelbroth gefärbt und giebt so einen guten Ueberblick über den Verlauf der Necrose, einfach necrotisches Gewebe hingegen färbt sich ganz blassröthlich. Auf diese Art wird man die Wege der Bacterieninvasion und deren Producte in ihrem topographischen Verhalten schön studiren und demonstriren können.

Eine dritte Methode, die auch zu sehr guten Resultaten führt, besteht im Liegenlassen der Schnitte während 12—24 Stunden in

Safraninlösung. Man kann Flemmings Verfahren mit Vortheil anwenden. Ich wendete mit Vorliebe concentrirte wässrige oder concentrirte alkoholische Lösung oder endlich eine Mischung beider an und verlängerte je nach der Empfänglichkeit des Gewebes die Zeit der Einwirkung bis auf 2—3 Tage. Hierauf verfährt man in ähnlicher Weise wie bei den früheren Methoden. Man kann nun nach Bedarf die Schnitte etwas länger in Alkohol, in Terpentin oder Nelkenöl (besser Origanumöl) liegen lassen, um überschüssigen Farbstoff zu entfernen. Schnitte, die in alkoholischer Lösung gelegen, zeigen eine etwas ins bläuliche spielende Färbung und sind schwächer gefärbt als die in wässriger Lösung gelegenen. In jenen haben sich die Bindegewebszellen, dann die Kerne der Granulationszellen, sowie ruhende Zellen blassröthlich violett gefärbt, deren Details sind sehr deutlich geworden. Der Nucleolus ist blassröthlich, das Gerüste in's violette spielend, die Kerntheilungsfiguren in Geschwülsten treten als dunkel purpurviolette Scheiben und Netze hervor, die Spindel ist besonders am Pole blass, röthlich violett. An der Peripherie der sich theilenden Zelle erscheint eine feine röthlich-violette Körnung, während die Theilung selbst auf farblosem Grunde vor sich geht. Mittelst dieser Methode werden gewisse Gefässsprossen gleichmässig braunviolett gefärbt, ebenso färben sich hyaline Theile in und um Gefässen mehr in's röthliche spielend, sehr dunkel, hyaliner Knorpel. Längere Einwirkung wässriger Safraninlösung giebt ähnliche Bilder, färbt aber schöner roth und intensiver. Sehr empfehlenswerth ist diese Methode zum Studium krankhafter Veränderungen, namentlich der Geschwülste des Centralnervensystems, indem mitttelst derselben die sonst kaum sichtbaren Hyaline, besonders eine eigenthümliche hyaline Entartung des Axencylinders hervortreten.

Die schönsten Kerntheilungsbilder habe ich mittelst Schnellfärbung in Safranin und dann Eosin (welches dem Schnitte einen Theil des Safranins entzieht) und mit nachfolgendem Einschluss in Canadabalsam erzielt, wobei die Kernspindel blassroth gefärbt erscheint.

Doppelfärbungen mit Safranin-Haematoxylin geben auch instructive Bilder; namentlich im ruhenden Zellkern wird durch diese Methode das Gerüst blau-violett, der Nucleolus schön roth gefärbt, noch schärfer erscheint dieser Unterschied der Färbung an Eosin-Haematoxylinpräparaten. Wenn ich demnach alles, was man über

den Nucleolus vermöge dieser Methoden erfährt, zusammenhalte, kann ich nicht umhin, denselben gegenüber Strasburger's Auffassung als etwas von allen übrigen Zellbestandtheilen ganz verschiedenes aufzufassen.

Alle auf die beschriebenen Arten gewonnenen Präparate haben sich bis jetzt (etwa 1 Jahr lang) fast unverändert erhalten.

Leider liefert Safranin keine guten dauerhaften Glycerinpräparate, an denen sonst manches eigenthümliche krankhafter Gewebe hervortritt. Die Zelltheilungen erscheinen zwar nicht so scharf wie an Canadabalsampräparaten, dafür aber treten anderweitige Verhältnisse hervor.

Neugebildetes, granulirendes oder sclerotisches Bindegewebe, dann das Krebsgerüste werden gelbroth, fast orange gefärbt, während das übrige Gewebe rosaroth mit dunkler Kernfärbung erscheint. Auch Gefässsprossen und junge Nervenfasern sind stärker gefärbt und gut demonstrirbar. Die Muskelsubstanz glatter und quergestreifter Fasern ist bei gelungener Färbung gelbroth, die rothen Blutkörperchen schön blassroth, die elastischen Fasern stärker roth, glänzend. Alle diese Verhältnisse treten besser in essigsaurem Kali hervor, das auch Dauerpräparate liefert. (Uebrigens habe ich auch $1^1/_2$ Jahre alte Glycerinpräparate die nur ganz wenig Farbe verloren haben.)

Eine andere Art der Färbung besteht darin, Nelkenöl oder Ol. origani zur Hälfte mit concentrirter alkoholischer Safraninlösung zu versetzen und kleine Gewebsstücke direct in diese Flüssigkeit zu legen. Dieselbe durchtränkt jene unter der Luftpumpe in etwa 1 Stunde. Die Präparate können nun geschnitten und direct eingebettet werden. Besser ist es, Schnitte, die in Alkohol gelegen haben, mittelst öliger Safraninlösung zu färben. Die hierdurch erzielte Färbung ist ziemlich diffus; Bindegewebe und Zellen haben sich rosaroth gefärbt, während Muskelfasern und elastisches Gewebe gelbroth erscheinen. Durch Auswaschen der Schnitte in alkoholischer Kalilösung entfärbt sich alles mit Ausnahme des elastischen Gewebes und der Muskelfasern, die schön roth gefärbt sind. Solche Präparate können dann in essigsaurem Kali gut aufbewahrt werden.

Mit Safranin gefärbte Schnitte, in 30—40% Kalilauge gebracht, verlieren ihre Färbung nicht und geben sehr schöne Präparate, indem deren Elemente mehr isolirt werden, Muskelfasern in ihrer characteristischen Färbung isolirt hervortreten und namentlich die

Genese alveolärer Sarcome aus Bindegewebe klar zu Tage tritt. Auch diese Präparate lassen sich in essigsaurem Kali gut aufbewahren.

Nach all dem Erwähnten erscheint es wohl gerechtfertigt, das Safranin als ein vorzügliches Färbemittel für die pathologisch-histologische Technik zu empfehlen. Es werden zwar viele der erwähnten Resultate auch von anderen Farbstoffen erreicht, doch, abgesehen von den spezifischen Vortheilen seiner Verwendung für das Studium der Zelltheilung, des Nucleolus, der Bacterien, der Hyaline etc., giebt es wohl kaum einen Farbstoff, welcher so schnell und sicher alle möglichen Gewebe auf characteristische Weise färbt, analysirt und zugleich so schöne und scharfe Dauerpräparate giebt als das Safranin.

Einen grossen Theil der erwähnten Versuche habe ich im pathologisch-anatomischen Institute des Herrn Hofrath J. Arnold ausgeführt, dem ich hiemit für die bereitwillige Ueberlassung alles nöthigen Materials meinen innigen Dank ausspreche.

Paris im Dezember 1882.

Ueber das Nervensystem von Solenophorus megalocephalus.

Von

Dr. **H. Griesbach**,
Privat-Docent an der Universität Basel.

Nachdem die Existenz eines Nervensystems bei Cestoden überhaupt nach den letzten Untersuchungen über allen Zweifel steht, hat auch vor Kurzem von Roboz[1]) über dasselbe bei Solenophorus megalocephalus berichtet. Mit eingehenden Beobachtungen an Solenophorus beschäftigt, kann ich in Betreff des Nervensystems eine vorläufige Mittheilung machen, die in mehrfacher

1) von Roboz, Zeitschrift für wissensch. Zoologie. Bd. 37 H. 2.

Hinsicht von Roboz Ansichten bestätigt, in einigen Punkten aber wesentlich davon abweicht[1]).

Was zunächst das Nervensystem des Scolex anbelangt, so haben sich als Resultat meiner Untersuchungen daselbst vier Ganglien ergeben. Dieselben bilden eine Kreuzfigur, aber nicht so, dass alle vier in eine Ebene fallen, sondern zwei, grade in der Medianebene des Scolex, liegen tiefer als die andern beiden, welche mehr seitlich, aus der Medianebene herausfallend, bis an die Saugnäpfe gerückt sind[2]). Von der Lagendifferenz der Ganglien überzeugt man sich leicht an geeigneten Quer- und Längsschnitten bei verschiedener Tubuseinstellung. Man sieht die Ganglien auf dem Querschnitte mehr oder weniger rund. Der Durchmesser der median gelegenen Ganglien beträgt 0,075 mm, jener der an den Saugnäpfen liegenden 0,059 mm. Ihre Substanz besteht aus uni- und bipolaren Zellen, oft allerdings fehlen die Ausläufer ganz und die Zellen erscheinen alsdann gleichmässig rund. Eine eigene Membran fehlt, der oft mit deutlichem Kernkörperchen versehene Kern färbt sich mit denjenigen Azofarbstoffen[3]), die überhaupt gute Kernfärbung geben, sowie mit Jodgrün[4]) intensiv und distinct. Jedes Ganglion ist von der umgebenden Bindesubstanz durch eine sehr zarte, das Licht stark brechende, Farbstoffe nur schwer annehmende Hülle getrennt, an der ich, wie Blumberg[5]) bei einigen Taenien es beschreibt, eine streifige Structur nicht wahrnehmen konnte.

Alle Ganglien sind durch Commissuren verbunden. Die tiefgelegenen zwei Ganglien werden durch eine Commissur verbunden, welche sich achtförmig um dieselben herumschlingt. Von jedem dieser beiden Ganglien verlaufen dann Commissuren, welche zwischen 0,0124 und 0,0155 mm breit sind, zu den an die Saugnäpfe gerückten Ganglien, und diese beiden werden unter sich wieder durch eine mächtige, an der breitesten Stelle 0,1118 mm

---

1) In Anbetracht der kurzen Mittheilung gehe ich auf weitere einschlägige Literatur nicht näher ein.

2) Die letzteren dürften wohl den von Blanchard (Ann. d. sc. nat. III. S. T. X. 1848) beschriebenen Saugnapfganglien entsprechen.

3) Vergl. dieses Archiv Bd. XXII, Hft. 1.

4) Vergl. Zoolog. Anzeiger Nr. 117.

5) Archiv f. wissenschaftl. u. practische Thierheilkunde Bd. III. 1877.

messende Commissur verbunden, welche sich wie eine Brücke über die achtförmige Verbindung hinüberschlägt. Diese Brückencommissur, sowie auch die beiden tiefer gelegenen medianen Ganglien hat schon von Roboz richtig gesehen, der übrige Theil ist ihm entgangen.

Die vier Ganglien entsenden peripherische Nervenäste, an denen ich eine weitere Differenzirung nicht wahrnehmen konnte.

Von den tiefer gelegenen medianen Ganglien verläuft jederseits ein starker Nerv, welcher sich um den betreffenden Saugnapf ringförmig herumzulegen scheint. Doch gelang es mir immer nur die Anfänge dieses vermeintlichen Nervenringes zu sehen. Es wäre dieser Ring wohl der durch von Roboz beschriebene und abgebildete.

Indessen glaube ich, dass bald nach dem Ursprung aus dem Ganglion dieser Nerv die einfach strangförmige Beschaffenheit verliert, um sich in lauter feine Aeste aufzulösen, welche die Saugnäpfe versehen. Sicher ist ein derartiges Verhalten bei den peripherischen Nerven, welche den Säugnapfganglien entspringen. Aus ihnen treten nämlich viele Zweige aus, welche mit Anfangs gröberen, endlich kaum noch wahrnehmbaren Verzweigungen den ganzen Scolex durchziehen. Ein sehr übersichtliches Bild von dem gesammten Nervensystem des Scolex erhält man, wenn dünne Schnitte mit Azofarbstoffen tingirt werden. Besondere Nervenendapparate in der Cuticula, wie Blumberg[1]) sie gesehen hat, giebt es bei Solenophorus nicht.

Der Theil des Nervensystems, welcher wohlausgebildete Ganglienzellen aufzuweisen hat, bildet den centralen Abschnitt, in den feinen structurlosen Verästelungen haben wir ein peripherisches Nervensystem zu suchen.

Der Abschnitt des Nervensystems in der Strobila besteht aus zwei Längsstämmen, welche aus den tiefer gelegenen medianen Ganglien des Scolex ihren Ursprung nehmen und nach aussen zu von den Wassergefässen, also dem Proglottidenrande näher gerückt, durch die ganze Strobila verlaufen.

Der Erste, welcher diese Stränge als dem Nervensystem zugehörig betrachtete, war Schneider[2]). Ihr Verlauf ist bei Sole-

1) Blumberg l. c.

2) Schneider, XIV. Bericht d. oberhessischen Gesellschaft f. Natur- u. Heilkunde. Giessen 1873.

nophorus ein mehr oder weniger wellenförmiger, was daraus hervorgeht, dass man sie auf Querschnitten, die einer Serie angehören, den Wassergefässlumina bald näher treten, bald von diesen sich entfernen sieht. Anastomosen zwischen diesen Seitensträngen finde ich mit Steudener[1]) nicht, doch konnte ich mich davon überzeugen, dass sie, wie von Roboz angiebt, feine Nervenäste entsenden. Was nun die histologische Structur dieser Gebilde anbelangt, so stimmen darin meine Beobachtungen mit denen von von Roboz im allgemeinen überein. Sie entbehren, wie auch Kahane[2]) für Taenia perfoliata behauptet, einer selbstständigen Hülle, bestehen aus ungemein zarten Fasern und deutlichen, wenn auch in geringerer Zahl als in den Scolexganglien und Commissuren vorhandenen Ganglienzellen, auf welche die oben gegebene Beschreibung passt.

Von einem besonderen Stützgewebe im Sinne der Autoren findet sich bei Solenophorus im Umkreis dieser Stränge Nichts. Alles das, was Schiefferdecker[3]) als bisher unbekannten peripherischen Theil des Nervensystems der Strobila von Taenia solium beschreibt, die Nervenendapparate motorischen und sensiblen Charakters etc. finde ich bei Solenophorus ebenfalls nicht.

Aus dem Gesagten geht hervor, dass Solenophorus ein deutlich entwickeltes Nervensystem mit centralem und peripherischem Abschnitte besitzt. In Anbetracht dessen, dass die seitlichen Nervenstränge Ganglienzellen führen, wie sie in den Ganglien und Commissuren des Scolex sich finden, bin ich mit Kahane der Ansicht, auch diese Gebilde dem centralen Abschnitte zuzurechnen und halte die Auslegung derselben als ein noch undifferenzirtes Bauchmark für recht annehmbar.

1) Steudener, Abhandl. d. naturf. Ges. zu Halle Bd. 13. 1877.
2) Kahane, Zeitschr. f. wissenschaftl. Zoologie Bd. 34.
3) Schiefferdecker, Jenaische Zeitschr. f. Naturw. Bd. VIII.

Die Nerven der Ciliarfortsätze des Kaninchens.

Von

A. Gruenhagen in Königsberg i. Pr.

Hierzu Tafel XIV.

Die Aufmerksamkeit, welche die Blutcapillaren durch ihre innige Beziehung zu den wichtigsten Ernährungsvorgängen von jeher auf sich gezogen haben, ist in neuerer und neuester Zeit noch gesteigert worden, einerseits durch den Versuch, ihren Wandungen ein eigenes Contractionsvermögen zu vindiciren, andererseits durch den wiederholten Hinweis auf die zierlichen Nervennetze, welche viele von ihnen umspinnen und begleiten. Ob diese Ermittelungen physiologischer und histiologischer Forschung in vorliegendem Falle einander decken werden, ist vorerst noch fraglich. Denn nicht nur könnte den Capillaren ein selbständiges Contractionsvermögen zukommen, ohne dass es dazu nervöser Vermittlungsbahnen bedürfte, sondern es brauchten auch die an und neben ihnen verlaufenden Nervenfasern nicht einmal motorische, zur Auslösung des Contractionsvorgangs bestimmte Leitungswege darzustellen, vielmehr könnten diese Nerven die Bedeutung von Regulatoren für die Ernährungsbeziehungen zwischen Blut und Gewebe besitzen, also eine Art trophischer Nerven sein; oder sie könnten endlich Ausläufern anderer, sei es sensibler, sei es motorischer Nervennetze in den Nachbargeweben entsprechen und die Aufgabe haben, dem Capillarblute direct Sauerstoff zu entziehen, um durch ihre eigene regelrechte Ernährung mittelbar diejenige von ausserhalb des Capillargebiets liegenden, aber mit ihnen zusammenhängenden Nervengeflechten zu unterhalten.

Die Fragen, welche der Nachweis von Capillarnerven hervorruft, sind demnach, wie wohl allgemein zugegeben werden

wird, sehr mannigfacher und zugleich verwickelter Natur. Unter den Wegen, welche man zu ihrer Lösung einschlagen kann, empfiehlt sich in erster Reihe derjenige, die verschiedenen Capillargebiete des menschlichen und thierischen Körpers einer vergleichenden histiologischen Prüfung zu unterziehen und zu untersuchen, ob alle oder ob nur bestimmte unter ihnen mit charakteristischen Nervennetzen versehen sind, sodann in zweiter Linie Durchschneidungsversuche der die betreffenden Gefässgebiete versorgenden Nervenstämme am lebenden Thiere vorzunehmen, um aus der hiernach eventuell eintretenden Degeneration des peripheren Endnetzes die Natur desselben zu erschliessen.

Eine der besten Gelegenheiten bietet hierzu das Auge der Wirbelthiere und zwar, wie ich finde, der Ciliarkörper des albinotischen Kaninchens. Ueber den Nervenreichthum dieses Chorioidealtheils liegt nur eine mehr beiläufige Angabe von A. Meyer[1]) vor, eine ältere von mir[2]) herrührende hat sich der Kenntnissnahme der Histiologen bisher so gut wie entzogen.

Man weiss, dass die Ciliarfortsätze des Kaninchens sich weit über die hintere Irisfläche bis nahe zum Pupillarrand erstrecken. Gerade dieser Iristheil der processus ciliares ist es aber, dessen Capillarconvolute bei geeigneter Behandlungsmethode den schönsten Einblick in das Verhalten der Capillarnerven gewähren. Um mir denselben zu verschaffen, habe ich zwei Methoden erprobt und ausreichend befunden; die eine beruht auf der Anwendung des Chlorgoldes, die andere auf der des Haematoxylins. Das Chlorgold wurde von mir der Art in Gebrauch gezogen, dass ich die schonend dem frisch getödteten Thiere entnommene Regenbogenhaut auf 2 bis 3 Stunden in 100 ccm einer schwachen Essigsäurelösung (12 gtt. acid. acetic. auf 100 ccm H_2O) einbrachte und hiernach erst der Einwirkung von 10 ccm einer $^1/_2$ proc. Goldchloridlösung auf eine Stunde aussetzte. Das intensiv gelb gefärbte Präparat wurde dann während 2—4 Tagen unter Lichtabschluss in einer Ameisensäuresolution (1 : 4) zur Beschleunigung der Goldreduction aufbewahrt, nach vollständiger Entwicklung des tiefdunklen Purpurtons in schmale radiäre Segmente zerspalten und diese schliesslich mit feinen Nähnadeln auf dem Objectträger zerzupft.

1) A. Meyer, dieses Archiv 1880 Bd. 17 p. 324.

2) Gruenhagen, Berlin. Klin. Wochenschr. 1867 Nr. 27 p. 288.

Man erhält auf diese Weise, abgesehen von Vergoldungspräparaten der hinteren Grenzschicht der Iris, ferner des Sphincter pupillae und des vorderen Irisstromas, auch Bilder von Stücken der processus ciliares, wie sie in Fig. 1 und Fig. 3 wiedergegeben sind.

Die zweite von mir benutzte Tinctionsmethode mit Haematoxylin liefert gleichfalls sehr ausgezeichnete Präparate und ist überdies dem Misslingen fast gar nicht ausgesetzt, was von der Chlorgoldfärbung eben nicht gesagt werden kann. Das von mir angewendete Verfahren besteht darin, die Iris nach höchstens halbstündigem Aufenthalt in der vorhin erwähnten Essigsäurelösung auf mindestens 24 Stunden in eine concentrirte alaunige Haematoxylinlösung einzulegen (starkes Decoct des Holzes, Filtration und Versetzen des Filtrats mit dem gleichen Volumen kalt gesättigter Alaunlösung) und schliesslich Zupfpräparate, wie sie auch mit Anwendung der Goldmethode nothwendig sind, herzustellen. Eventuelle Ueberfärbungen lassen sich leicht beseitigen, wenn man die Präparate auf kurze Zeit in das Schweigger-Seidel'sche Salzsäure-Glycerin-Gemisch einbringt und die in Folge der Säurewirkung roth gewordenen, zugleich aber mehr oder weniger ihres Farbstoffes beraubten Gewebsstücke in sodahaltigem Wasser abwäscht[1]). Als Einkittungsflüssigkeit diente sowohl für die Vergoldungs- als auch für die Haematoxylinpräparate reines Glycerin. Kehren wir jetzt wieder zurück zu den durch die Abbildungen repräsentirten Goldpräparaten, so erkennt man auf Fig. 1 leicht, dass aus zwei bis drei Achsencylindern zusammengesetzte marklose Nervenstämmchen (ns) von verschiedenen Seiten her an den proc. cil. herantreten und sich zwischen den Capillaren desselben in ein feines markloses Nervennetz auflösen. Die Fibrillen des letzteren (nf) verlaufen oft zu je zweien den Capillaren entlang, sind von ihnen durch eine helle Zwischenschicht getrennt, welche nichts anderes

1) Das im Text beschriebene Tinctionsverfahren mit Haematoxylin nach vorangegangener schwacher Essigsäureeinwirkung ist sehr allgemeiner Anwendung fähig. Ganz vorzügliche Ergebnisse erzielt man z. B. mittelst desselben bei der Darstellung der Ganglienzellen und Nervennetze in der Froschblase, sowie auch bei derjenigen des von E. Cyon näher untersuchten sympathischen Terminalplexus in der Peritonealwand der Cisterna magna des Frosches. (Arbeiten aus der physiolog. Anstalt zu Leipzig 1868 p. 104.) Die Präparate stehen namentlich am letztgenannten Orte den nach der Goldmethode angefertigten in keiner Weise nach.



ist, als die jedes dieser Gefässe scheidenartig umschliessende, durch die Essigsäure- und die Ameisensäurewirkung in Quellung versetzte Bindesubstanz des Ciliarfortsatzes, und erscheinen unter einander durch zahlreiche Querfäden verbunden. Eine Endigung dieser Nervenfädchen an den Capillarwandungen selbst, wie sie Bremer[1]) kürzlich für andere Capillargebiete beschrieben hat, vermochte ich niemals mit Sicherheit wahrzunehmen, womit indessen die Genauigkeit der Bremer'schen Angaben nicht im Entferntesten in Frage gestellt werden soll.

In dem aufgehellten und gequollenen Bindegewebe zwischen den Capillaren begegnet man neben den gewöhnlichen Bindegewebskörpern

1) feinen elastischen Fasern von radiärem Verlauf;

2) jenen bekannten Theilungsbildern markloser Nervengeflechte, d. h. kleinen drei- oder viereckigen Feldern, welche im Innern ein flächenhaft ausgebreitetes Gewirr feinster Nervenfibrillen wahrnehmen lassen und an den Ecken in drei oder vier scheinbar einfache Achsencylinder auslaufen (th Fig. 1);

3) eigenthümlichen, rundlichen, ovale oder spindelförmigen, oft deutlich verästelten Zellen (g Fig. 1—3), deren zartes Protoplasma einen relativ grossen Kern und eine mehr oder weniger erhebliche Zahl kleiner Körnchen eines gelben Pigments einschliesst. Wegen dieses Pigments, das seinem Aussehen nach an den gelben körnigen Farbstoff vieler Nervenzellen erinnert, namentlich jedoch wegen des unzweifelhaften Zusammenhangs der erwähnten Zellen mit den durch Goldchlorid oder Hämatoxylin tingirten Nervenfibrillen glaube ich dieselben als Ganglienzellen, und zwar mit Rücksicht auf die Zahl ihrer Fortsätze, als multipolare Ganglienzellen ansprechen zu müssen. Ich habe einige von ihnen gemessen, und finde, dass die ovalen Formen im Mittel eine Länge von 13,2 μ, eine Breite von 8,8 μ besitzen, während der rundliche Kern einen Durchmesser von 4,2 μ hat. Was endlich ihre Verbreitung in den process. ciliar. anlangt, so finden sie sich in der ganzen Ausdehnung derselben und zwar mitunter so reichlich, dass ich in dem Fig. 3 abgebildeten Präparat auf 0,125 □ mm 16—20 Ganglienzellen zu zählen vermochte.

Ich berühre schliesslich die Frage, welchem der Augennerven

---

1) Bremer, dieses Archiv 1882 Bd. 21 p. 663.

das eben beschriebene gangliöse Geflecht angehört, nur flüchtig, weil es mir noch nicht glücken wollte hinsichtlich dieses wichtigen Punktes ein entscheidendes positives Ergebniss zu erzielen. Für jetzt vermag ich lediglich das eine mit Bestimmtheit auszusagen, dass die Nerven der Ciliarfortsätze schwerlich dem Halssympathicus entstammen dürften, insofern die Exstirpation des obersten Halsganglions selbst nach Ablauf mehrerer Wochen keine degenerativen Veränderungen weder in den Ganglienzellen noch in den Nervenfasern zur Folge hatte. Es liegt demnach nur eine gewisse Wahrscheinlichkeit für die Anschauung vor, welche ich hier mit Vorbehalt aussprechen möchte, dass nämlich die processus ciliares einen gangliösen Endplexus des Trigeminus enthalten, eines Nerven, dessen Reizung nach meinen bereits anderweitig veröffentlichten Untersuchungen die Qualität und Quantität der Kammerwasser-Secretion in so ausserordentlichem Grade beeinflusst.

Figuren-Erklärung auf Tafel XIV.

bi = Bindegewebszellen.
c = Blutcapillaren.
ns = Nervenstämmchen.
nf = Feinste Nervenfädchen.
g = Ganglienzellen.
th = Theilungspunkte des Nervengeflechts.

Fig. 1. Stück eines Ciliarfortsatzes aus der Iris eines weissen Kaninchens. Goldpräparat. Hartnack Ocul. III, Objectiv VIII.

Fig. 2a u. b. Vereinzelte Ganglienzellen aus einem Ciliarfortsatze desselben Thieres im Zusammenhange mit Nervenfädchen. Goldpräparat. Hartnack Ocul. III. Homog. Oelimmersion Nr. I.

Fig. 3. Uebersichtspräparat von einem Stücke eines Ciliarfortsatzes mit zerstreuten Ganglienzellen. Goldpräparat. Hartnack Ocul. III, Objectiv VIII.

(Aus dem histologischen Laboratorium zu München.)

Beiträge zur Histiologie des Ovariums der Säugethiere.

Von

W. Harz.

Hierzu Tafel XV.

Vorstehende Mittheilung bildet den wesentlichen Inhalt einer von mir verfassten Preisarbeit, die von der medizinischen Facultät zu München gekrönt wurde. Es handelte sich bei der Aufgabe darum, festzustellen, in wie weit theils massive, theils mit einem Lumen versehene Epithelialstränge, die gelegentlich in Ovarien des Hasen gesehen worden waren, auch an den Ovarien anderer Säuger sich vorfinden, und ob Objecte dieser Art mit den von Pflüger beschriebenen Schläuchen zu identificiren wären.

Es liegen in der Literatur über das Ovarium von verschiedenen Forschern Angaben darüber vor, dass im Inneren des Eierstockes sich mehr oder weniger strangförmig angeordnete Zellen vorfinden, deren Hingehörigkeit zum Bindegewebe zum mindesten zweifelhaft erscheint, und die ebensowenig mit irgend welchem Grade von Wahrscheinlichkeit aus dem Keimepithel herzuleiten sind.

Zweifelhaft bin ich, ob gewisse Angaben Pflüger's[1]) auf das Vorhandensein einer derartigen zweiten Zellenart deuten. Er beschreibt in seiner Abhandlung über „die Eierstöcke der Säugethiere und des Menschen“ (pag. 39—41) bei jungen Hunden und Katzen im Alter von drei bis sechs Wochen, in welchem sie be-

1) Pflüger: Die Eierstöcke der Säugethiere und des Menschen. Bonn 1863.

sonders deutlich seien, gelbliche, aus zahlreichen feinen Molecülen bestehende Flecken, die theilweise einen strangförmigen Charakter tragen. Er selbst hält ihren Inhalt jedoch grösstentheils für Fett, das nach ihm hier durch einen doppelten Process entstehe. Einmal ist es eine fettige Degeneration von Eierstockgewebe selbst, ähnlich der Metamorphose der corpora lutea; daneben aber gibt er der Vermuthung Raum, dass sie von aussen eingeführte Fettablagerungen seien, welche das nach seiner Ansicht zur Eibildung nöthige Fett lieferten. Dass beide Processe sich nebeneinander im Ovarium vollziehen, hält er selbst für wahrscheinlich.

Deutlicher sind schon die Angaben Schröns[1]). Auch er erwähnt bei der Beschreibung des Katzeneierstockes Haufen kleiner Zellen, von zartem Bindegewebe durchzogen, welche die vasculäre Zone ausfüllten und von hier aus sich zwischen die primordialen Follikel — seine „Corticalzellen" — drängten, um „diesen als Bett für ihre weitere Entwickelung" zu dienen. (Siehe Schrön pag. 13 u. Taf. XXXII Nro. 11 u. Taf. XXXIII Fig. 1 Nro. 9.)

Ich glaube, ich darf an dieser Stelle die Arbeiten Spiegelberg's[2]), Letzerich's[3]), Borsenkow's[4]) und Langhans's[5]) übergehen. Zwar beschreibt letzterer in dem Eierstocke eines Kindes, welches 7 Monate intra- und 6 Monate extrauterin gelebt hatte, ein Netzwerk von soliden Zellsträngen unter der Oberfläche, die sich gegen die Tiefe hin erstreckten. Doch fand er an solchen tieferen Stellen mehr oder weniger reife Follikel in ihnen; mithin scheint mir die Abstammung dieser Zellstränge vom Keimepithel die wahrscheinlichste. (Vgl. daselbst pag. 543 u. Taf. XIX.)

---

1) O. Schrön: Beitrag zur Kenntniss der Anatomie und Physiologie des Eierstockes der Säugethiere. v. Siebolds und Köllikers Zeitschr. f. wissenschaftl. Zoologie. Bd. XII. 1863.

2) Spiegelberg: a) Die Entwicklung der Eierstocksfollikel und der Eier der Säugethiere. Nachrichten v. d. Univers. u. d. königl. Gesellschaft d. Wissenschaften zu Göttingen. Nr. 20 vom 9. Juli 1860. b) Drüsenschläuche im fötalen menschlichen Eierstock. Virchow's Archiv XXX. 1864.

3) L. Letzerich: Pflügers Untersuchungen aus dem physiologischen Laboratorium zu Bonn 1865.

4) Borsenkow: Ueber den feineren Bau des Eierstocks. Würzburg. naturwissenschaftl. Zeitschrift IV. 1863.

5) Th. Langhans: Ueber die Drüsenschläuche des menschl. Ovariums. Virchow's Archiv XXXVIII. 1867.

His[1]) bezeichnet die von Pflüger und Schrön beschriebenen Zellenarten als „Kornzellen". Er leitet von ihnen die Bildung der membrana folliculi interna her. Da das Auftreten der Zellen selbst überall an das Auftreten capillarer Blutgefässe geknüpft ist, hält er sie für Producte der letzteren, mithin für farblose Blutkörperchen resp. Wanderzellen (siehe pag. 165 u. 166). Auch er beobachtete diese Zellen unter den Säugern nur bei der Katze und Kuh. Für letzteres Object sind übrigens seine Angaben höchst reservirt gehalten. Diese His'schen Kornzellen hält Waldeyer[2]) für Wanderzellen. Er zeichnet sie in Fig. 11g vereinzelt und spricht ihnen jeglichen Antheil an der Bildung der membrana granulosa ab; er suchte dies durch die Anwendung des Cohnheim-Recklinghausen'schen Injectionsverfahrens von Farbstoffen in den Circulationsapparat nachzuweisen, welches ihm trotz des grossen Materials, das er hierfür verwandte, absolut negative Resultate hinsichtlich der Betheiligung dieser Zellen an der Bildung der membrana granulosa lieferte (siehe p. 23, 64f).

An einer zweiten Stelle seines Werkes beschreibt Waldeyer bei einer jungen Hündin lange, schmale Epithelschläuche, die, sich oft dichotomisch verzweigend, das ganze Marklager des Eierstockes durchsetzen und bis in die Nähe der Parenchymrinde und der hier liegenden Eischläuche empordringen. „Es unterliegt keinem Zweifel", sagt W. selbst, „dass wir hier in der That die Reste des Sexualtheils des Wolff'schen Körpers vor uns haben, die sich auch beim weiblichen Thiere ausserordentlich weit in das Stroma der Keimdrüse hineinentwickelt haben und vielleicht schon als Homologa von Samenkanälchen zu deuten sind". Auch bei der Katze fand er diese „Samenschläuche", jedoch nicht so weit in das Eierstocksstroma hineinentwickelt. Das Schicksal dieser Schläuche in der weiblichen Geschlechtsdrüse ist seiner Ansicht nach das der Verödung zum Epoophoron (siehe p. 141 und Fig. 61 und 62).

Die späteren Angaben über derartige epitheliale Gebilde im Eierstocke sind kurz folgende. Romiti[1]) fand sie in ähnlicher Weise gelagert, wie es Waldeyer beschreibt, bei der Hündin,

1) W. His: Beobachtungen über den Bau des Säugethiereierstocks. Max Schultze's Arch. f. mikroskop. Anat. Bd. I.

2) W. Waldeyer: Eierstock und Ei. Leipzig 1870.

3) W. Romiti: Ueber den Bau und die Entwicklung des Eierstocks und des Wolff'schen Ganges. Arch. f. mikroskop. Anat. X.

der Katze und dem Kalbe; Egli[1]), der übrigens keinen Zusammenhang mit dem Wolff'schen Körper nachzuweisen vermag, beim Kaninchen; Kölliker[2]) (Seite 971 Fig. 590) wieder bei Hündinnen; Balbiani[3]) bespricht sie ebenfalls, hält sie aber nicht für Homologa der Samenkanälchen, sondern für solche der vasa recta und des rete testis. Balfour[4]) (p. 383 ff.), der sie bei Hündinnen, Katzen, Kaninchen, Schafen untersuchte, lässt sie der Kapsel der Malpighi'schen Körperchen entspriessen. Rouget[5]) beschreibt sie bei Katzen und Kaninchen, Foulis[6]) bei neugeborenen Katzen und Kaninchen (p. 361), und in neuester Zeit Schulin[7]) bei Rindern und Katzen. Schulin hält sie (p. 462) bei ersterer Thierart, wie Balbiani, für ein Analogon des corpus Highmori; bei der Katze hält er sie für identisch mit His'schen Kornzellenbalken. Hinsichtlich ihrer Genese stellt er eine von den bisherigen Auffassungen abweichende Ansicht auf. Nach ihm sind es (p. 465) epitheliale Zellbalken oder Züge von Plasmazellen, die vollkommen analog sind den Eiketten, nur, dass eben keine Eier darin entstanden sind, sondern dass sich durch irgend einen, vielleicht degenerativen Process, Fett darin entwickelt, wie Pflüger es annahm. Schulin ist überhaupt der Ansicht, dass Eiballen und Eischläuche aus einer gleichwerthigen Protoplasmamasse im Innern des Ovariums durch einen Differenzirungsprocess entstehen, der von hier aus bis an die Peripherie fortschreitet.

Auch Creighton[8]) fand derartige Zellzüge in der zona vasculosa von jungen Hunden und Katzen.

---

1) Th. Egli: Beiträge zur Anatomie und Entwicklungsgeschichte der Geschlechtsorgane. I. Dissert. Basel 1876.

2) Kölliker: Entwicklungsgeschichte. 2. Aufl.

3) Balbiani: Leçons sur la génération des vertébrés. Paris 1879.

4) Balfour: On the structure and the developement of the vertebrate ovary. Quart. Journ. of micr. science 1878.

5) Rouget: Récherches sur le développement des oeufs et de l'ovaire chez le mammifères après la naissance. Comptes rendus 20. Janv. 1879.

6) Foulis: The developement of the ova and the other structure of the ovary in Man and the other mammalia. Journal of Anatomy and Physiol. Vol. XIII.

7) K. Schulin: Zur Morphologie des Ovariums. Arch. f. mikroskop. Anatomie XIX. Bd. 1881.

8) Creighton: On the formation of the placenta in the Guinea pig, Journ. of anat. and physiol. 1878.

Während aber die genannten Autoren das Verhalten dieser Stränge und Zellen im Eierstocke mehr oder weniger ein indifferentes sein lassen, sucht Kölliker den Zusammenhang seiner „Markstränge“ mit den vom Keimepithel abstammenden Eischläuchen nachzuweisen, und ist geneigt, aus den Marksträngen die Granulosazellen der heranreifenden Follikel herzuleiten.

Ich habe mich in Vorigem bei der Aufzählung der Literaturangaben bemüht, möglichst die chronologische Reihenfolge innezuhalten, habe aber dabei die doch im grossen Ganzen übereinstimmenden Angaben nicht durch Erwähnung einer Arbeit, der von Born[1]), unterbrechen wollen, die ganz neue Gesichtspunkte für die Beurtheilung der fraglichen Zellzüge aufstellt. Nach Born besteht das Ovarium des jungen Fohlens aus zwei völlig von einander verschiedenen Geweben, aus einer oberen, dünnen Deckschicht, der sogenannten „Keimplatte“, welche die jungen ovula enthält, und dem „Keimlager“, welches den ganzen übrigen Eierstock einnimmt. Dieses Keimlager nun besteht vollständig aus strangförmig angeordneten, von Bindegewebe abgegrenzten Zellzügen, deren Richtung radiär zur Oberfläche vom Hilus aus verläuft. Die Zellen selbst sind gross, vollsaftig, leicht gekörnt und haben die grösste Aehnlichkeit, auch ihrer polygonalen Form nach, mit Leberzellen. Für dieses Gewebe sind, wie Born sagt, Analoga nicht bekannt, ausgenommen ein mit demselben übereinstimmendes Grundgewebe im jungen Hoden des Pferdes.

Eine ähnliche Zellart beschreiben endlich in neuester Zeit Mac Leod[2]) und Van Beneden[3]) in den Ovarien der von ihnen untersuchten Fledermäuse (Taupe, Hermine, vesperugo pipistrella, vespertilio murinus, rhinolophus ferrum equinum etc.) und bezeichnen sie als cellules interstitielles. Auch hier sind es grosse, meist polygonale Zellen mit relativ kleinem Kern und körnigem Inhalt. Ausser den interstitiellen Zellen fanden sie in denselben Ovarien epitheliale Stränge, cordons médullaires, theils mit, theils ohne

1) L. Born: Ueber die Entwicklung des Eierstocks des Pferdes. Reichert's und du Bois-Reymond's Arch. f. Anat. u. Physiol. 1874.

2) Mac Leod: Contribution à l'étude de la structure de l'ovaire des mammifères. Arch. de Biologie. Tome I.

3) Van Beneden, Ed.: Contribution à la connaissance de l'ovaire des mammifères. Arch. de Biologie. Tome I.

Lumen; einen Zusammenhang dieser mit den genannten interstiellen Zellen wiesen sie nicht nach.

Ein Licht auf die Bedeutung dieser scheinbar ganz verschiedenen Elemente in der weiblichen Geschlechtsdrüse scheinen mir die Arbeiten Max Braun's[1]) über das Urogenitalsystem der Reptilien zu werfen. Nach ihm beginnt die erste Anlage der Geschlechtsorgane beider Geschlechter damit, dass Ureier, die als vergrösserte Peritonealzellen aufzufassen sind, bei der Bildung der Genitalfalte in das Stroma derselben einwandern, wahrscheinlich jedoch ohne von ihren Nachbarzellen, den im Wachsthum zurückgebliebenen Peritonealzellen, einige mitzunehmen (p. 147). Während dieser Process an der Peripherie vor sich geht, beginnen von der Basis der Falte her blattartige Zellenbalken, mit mehr oder minder deutlicher Abgrenzung vom übrigen Gewebe in die Geschlechtsanlage hineinzuwachsen. Diese Balken lassen sich deutlich zur äusseren Wand der Malpighi'schen Körperchen der Urniere zurückverfolgen, und Braun bezeichnet sie nach ihrer Abstammung von den Segmentalblasen als „Segmentalstränge". Die Stränge erreichen nun bald das verdickte Peritonealepithel an der Oberfläche, — das Ureierpolster — und hier an der ventralen Fläche der Geschlechtsdrüse beginnt nun ein Durchwachsungsprocess der beiden Gewebe, indem die Ureier, wieder ohne eigentliche Peritonealzellen mitzunehmen, in die Stränge eindringen. Diese Vorgänge, wie sie sich bei beiden Geschlechtern in gleicher Weise vollziehen, hat Braun bei lacerta agilis und anguis fragilis beobachtet. Bei der Natter fand er die Verhältnisse in so fern geändert, als einmal in den Strängen in der Nähe der Malpighi'schen Körper der Urniere lumina entstanden, theils mit, theils ohne Communication mit der Höhle der letzteren. Andrerseits tritt schon so früh ein Differenzirungsprocess zwischen beiden Geschlechtern auf, dass beim Beginn desselben die Segmentalstränge das Ureierlager noch nicht erreicht haben. Die Differenzirung vollzieht sich nun in folgender Weise: Bei der Ausbildung der Geschlechtsdrüse zum Hoden dringen auch bei der Natter jetzt Segmentalstränge, oder hier besser Kanälchen, in der Keimdrüse bis zum Ureierlager vor und nehmen wieder Ureier selbst auf; letztere sollen dann später nach Braun's Ansicht

1) Max Braun: Das Urogenitalsystem der einheimischen Reptilien. Arbeiten aus dem zool.-zoot. Institut in Würzburg. Bd. IV. 1877.

einen wesentlichen Antheil an der Bildung der Spermatozoen nehmen. Während nun hier die Segmentalstränge von vorneherein Kanäle darstellen, treten bei den Eidechsen und Blindschleichen die lumina erst secundär und nur beim Männchen auf. Noch während des embryonalen Lebens wird dann die Verbindung dieser so entstandenen Hodenkanälchen mit den Malpighi'schen Körperchen auf dem Wege der Resorption gelöst, mit Ausnahme von zweien oder dreien, die sich in die Ausführungsgänge des Hodens in den Nebenhoden umwandeln. Das Schicksal der Segmentalstränge im Ovarium ist das der Degeneration und völligen Verschwindens. Bei jungen, einjährigen Echsen und Schleichen konnte Braun nichts mehr von ihnen nachweisen. Bei der Natter blieben sie klein und an der Basis der Geschlechtsfalte liegen.

Ich gehe jetzt zu meinen eigenen Untersuchungen über, die ich aber nicht allein mit Rücksicht auf diese jetzt besprochenen Elemente mittheile, sondern ich werde den Eierstock der von mir untersuchten Thiere in seiner gesammten histiologischen Zusammensetzung und, soweit es das Material erlaubte, in seinen verschiedenen Entwicklungsstadien zu schildern suchen.

Untersuchungsmethoden.

Das Material, welches ich zu meinen Untersuchungen verwandte, wurde grösstentheils in gehärtetem Zustande benutzt. Als Härtungsmittel wandte ich vornehmlich Chromsäure und Alkohol an. Die Objecte — ich habe stets nur solche von frisch getödteten Thieren benutzt — wurden je nach der Grösse 1—3 Tage in $^1/_8$%ige Chromsäurelösung, auf Fliesspapier suspendirt, gelegt. Nachdem dann 2—3 Tage lang die Objecte in Wasser ausgewaschen waren, wurden sie in Alkohol gehärtet. Sie kamen zunächst in 50%, dann 70%, 90%igen und schliesslich in absoluten Alkohol. Da nicht in allen Fällen die Chromsäure sich zur Erhaltung der Zellgebilde als günstig erwies, habe ich zur Controle chromsaures Kali, Müller'sche Flüssigkeit angewandt und endlich wieder mit Alkohol gehärtet; ebenso wandte ich die Gefriermethode bei ganz frischem Zustande an. Bevor ich zur Anfertigung von Schnitten ein Object in reines Parafin bettete, wurde nochmals längere Zeit in absoluten Alkohol gebracht und hierauf meistens unter der Luftpumpe mit Nelkenöl durchtränkt. In solchem Falle wurde bei der Ein-

bettung selbst das Parafin möglichst lange im Sandbade auf einer Temperaturhöhe von nicht über 40° Cels. erhalten, um dasselbe vollständig eindringen zu lassen. Die Schnitte fertigte ich in der Regel mit einem kleineren Mikrotome an; handelte es sich jedoch um Totaldurchschnitte durch grössere Ovarien, so geschah dies mit einem der bekannten Jung'schen Mikrotome. Als Auflösungsmittel des Parafins verwandte ich Terpentinöl und Benzin. Als Färbemethoden der Schnitte empfahlen sich für meine Zwecke folgende:

1) Boraxcarmin. Die Schnitte wurden $1/2$ Std. in einer von Grenacher angebenen Lösung (Arch. f. mikr. Anat. Bd. XVI pag. 465) gefärbt, mit verdünnter Salzsäure (10 Tropfen acid. mur. concentr. auf 100 Gr. 70%igem Alcohol) ausgezogen. Weitere Behandlung: absoluter Alkohol, Nelkenöl, Canadabalsam.

2) Safranin. Färbung der Schnitte in einer Lösung nach Flemming (Arch. f. mikr. Anat. Bd. XVI pag. 339) 18—24 Std. Ausziehen zunächst mit aq. dest., dann mit Alk. abs. bis zum Blasswerden der Schnitte und Uebertragen in Nelkenöl. Es empfahl sich, die Schnitte möglichst rasch vom Nelkenöl aus in Canadabalsam einzubetten, da in ersterem noch weiterer Farbstoff schwand.

3) Purpurin. 24 Std. Färben in einer Lösung nach Grenacher (Arch. f. mikr. Anat. Bd. XVI pag. 470); Ausziehen mit stark verdünnter Essigsäure (5 Tropfen auf 100 Gr. aqua); die weitere Behandlung wie bei der ersten Methode.

Feldmaus. Arvicola arvalis.

Das Ovarium dieses Thieres ist ausführlich in der Literatur bisher nicht beschrieben worden. Es liegt, um kurz makroscopische Verhältnisse zu berühren, in einer vollständigen Peritonealtasche, ein Verhältniss, wie es schon Weber[1]) bei Phoca, Lutra, Ursus und Mustela, Mac Leod[2]) und Van Beneden[3]) bei den von ihnen untersuchten und schon oben genannten Thieren beschrieben haben (siehe Fig. 1 k.).

---

1) Weber, E. H.: Meckel's Archiv. 1826. p. 105.
2) Mac Leod, l. c. p. 245, Taf. IX, Fig. 18.
3) Van Beneden, l. c. p. 481, Taf. XX, Fig. 1, 2, 3.

Der Eierstock eines fast ausgetragenen Embryos der Feldmaus, von etwa 2 cm Länge, hat die Gestalt eines etwas abgeflachten Elipsoïds von nicht ganz 1 mm Durchmesser. Das Mesovarium ist relativ gross. Die das Ovarium deckenden Keimepithelzellen haben eine durchweg cubische Gestalt, und wird die regelmässige Anordnung desselben nur durch hie und da dazwischenliegende Ureier unterbrochen. Die parenchymatöse Zone, d. h. die Zone der primordialen Eier und Follikel, hebt sich noch nicht scharf von einer vasculären ab und ist von zarten Bindegewebszügen in Fächer und Netzwerk getheilt. Die Hauptrichtung der Bindegewebszüge ist zwar eine radiäre zur Oberfläche, inzwischen aber anastomosiren sie häufig mit einander. Die interfibrillären Räume sind vollständig mit rundlichen Zellen, den eingewanderten Keimepithelzellen[1]) ausgefüllt. Der verhältnissmässig grosse Kern derselben hebt sich bei Färbungen durch seinen dunkleren Ton von dem helleren Zellenleib deutlich hervor, und trifft man die Kerne in allen Phasen der von W. Flemming beschriebenen Karyokinese an: ein Beweis dafür, dass sich eine rege Vermehrung der Eizellen noch im Parenchym des Ovariums vollzieht.

Die Grösse der Zellen nimmt von der Oberfläche zur Tiefe hin zu. Hier erweisen sich einzelne durch ihren hellen Inhalt und markirt hervortretenden Kern schon deutlich als zukünftige Eier, während andere im Wachsthum zurückgeblieben sind und die Zwischenräume der grösseren ausfüllen. Primordiale Follikel, d. h. grössere Eizellen mit deutlicher Epithelanlage, enthält der Eierstock in diesem Stadium noch nicht. Die vasculäre Zone ist noch sehr wenig entwickelt; sie enthält etwas junge Bindesubstanz mit mässig starken Blutgefässen. Eine Albuginea ist ebenfalls noch nicht vorhanden. Kurz es ist dies ein Bild, wie wir es bei jedem Säugethiere im embryonalen oder doch sehr jugendlichen Zustande, bei dem einen früher, bei dem anderen später, im grossen Ganzen wiederfinden werden.

Bei einem jungen, nahezu erwachsenen Thiere haben sich die Verhältnisse in folgender Weise geändert. Die Zellen des Keimepithels haben sich etwa auf ein Drittel ihrer früheren Höhe abgeplattet, und während man bei dem ersteren Stadium in ihnen

---

1) Ich stelle mich hier a priori auf den Standpunkt der Waldeyerschen Lehre, dass der Graaf'sche Follikel sammt der membrana granulosa vom Keimepithel stammt.

noch Kerne mit karyokinetischen Figuren fand, so trifft man jetzt ausschliesslich ruhende Kerne. Unter demselben sieht man jetzt die bindegewebige Albuginea und zwar beim Mäuseovarium in diesem Stadium in ihrer grössten Ausdehnung. Ihr Entwicklungsprozess ist kurz folgender: die vorhin erwähnten Bindegewebsscheiden aus dem Innern des Eierstocks, welche die einzelnen Eizellen zu Ballen abgrenzten, sind allmählich auch als Scheidewand zwischen die einwandernden Zellen und das Keimepithel selbst gewuchert. Mit dem Wachsen des Eierstocks überhaupt nehmen nun auch diese Faserzüge zu und bilden nach und nach eine fortlaufende Schicht; und diese so entstandene Bindegewebslage unter dem Keimepithel ist eben die Albuginea der Autoren.

Aus den Eiballen sind inzwischen primordiale Follikel geworden; am entwickeltsten sind sie in der Mitte des freien Randes des Ovariums, — ich will diese Gegend den Scheitel des Eierstockes nennen — und nimmt der Umfang derselben je mehr sie seitlich gelegen sind, beständig ab.

Scharf sind jetzt die Grenzen zwischen parenchymatöser und vasculärer Zone besonders in der Nähe des Hilus, weniger dort, wo im üppigsten Wachsthum begriffene Follikel die ganze Zona parenchymatosa einnehmen. Die Zona vasculosa füllen aber nur zum geringsten Theil (siehe Fig. 1) die vorhandenen Blut- und Lymphgefässe aus. Ihren Hauptbestandtheil bildet eine eigenthümliche Art von Zellen, die ich der Deutung vorgreifend „Segmentalzellen“ nennen will. Durch diesen Namen will ich sie präcise von den Eizellen unterscheiden. Dieselben haben im Eierstock der Feldmaus eine unregelmässig polyedrische Gestalt von etwa 10—11 μ Durchmesser. Sie liegen mehrzeilig an einandergelagert in Strängen zusammen, so dass sie den Eindruck solider Epithelbalken machen. Ihr Kern ist verhältnissmässig gross (5—6 μ Durchmesser), rundlich oder oval; stets hebt er sich durch stärkere Färbung vom leichtkörnigen Zellinhalte ab. Ganz passend ist der schon erwähnte Vergleich derselben mit Leberzellen, den Born auf dieselben Zellen im Ovarium des Pferdes anwendet. Diese nehmen den grössten Theil der vasculären Zone ein. Selbst durch zarte Bindegewebszüge (vergl. Fig. 2), unter sich in Stränge geschieden, sind sie durch derbere solche anfangs streng von den Eiballen getrennt.

Bei der geschlechtsreifen Maus ist die Albuginea meistens nur als ein zarter, kern- und gefässloser Bindegewebsstreifen erkenn-

bar. Am dünnsten erscheint sie an den Stellen, an welchen üppig wachsende Follikel dem Platzen nahe sind, und kann hier gänzlich zum Schwunde kommen. In der Nähe der Follikel findet man fast regelmässig Ureier (siehe Fig. 2) im Keimepithel und junge Eizellen darunter liegen. Diese Ureier unterscheiden sich von denen im ersten Stadium merklich durch ihre Grösse und deutlich eliptische Form und gewinnen die runde Gestalt der Eizelle erst im Innern des Ovariums.

Auch die Lage der Segmentalzellen hat sich geändert. Es ist mit Grund anzunehmen, dass da, wo Follikel sich im stetig zunehmenden Wachsthum der Reife nähern, die jungen Eizellen der nächsten Umgebung schwinden, und so mag es sich auch erklären, dass an diese Stellen, welche vorhin Eizellen einnahmen, sich jetzt Segmentalzellen drängen. Ja, sie schieben sich in Zellgruppen (siehe Fig. 2), die oft nur die Breite von einer einzigen Zelle besitzen, wieder durch zarte Bindegewebszüge getrennt, zwischen die einzelnen Follikel hindurch, um sich der Eierstocksoberfläche zu nähern, und das darunter befindliche Ureierlager zu erreichen. In demselben Maasse, wie sie hier allmählich die Zwischenräume zwischen den einzelnen Follikeln einnehmen, ziehen sie sich aus dem Centrum des Ovariums zurück und enthält dieses letztere ausschliesslich Blut- und Lymphgefässe. Namentlich letztere erreichen bei alten Thieren eine erstaunliche Grösse, wenn anders ich die hier befindlichen weit klaffenden Lücken, wie dies auch Waldeyer thut (pag. 21), als solche deuten darf.

In der membrana granulosa der Graaf'schen Follikel fand ich in der Regel die Zellvegetation so üppig, dass ich in einem Durchschnitte eines Follikels oft gegen fünfzig karyokinetischer Figuren, vom Korb herab bis zur Kerntonne, Aequatorialplatte und Tochterknäuel, in den Kernen der Granulosazellen zählen konnte. Daneben findet man natürlich auch in einzelnen Ovarien obliterirende Follikel und die ersten Zeichen der beginnenden Atrophie: Auftreten von sternförmigen Zellen und Vascularisation um das antrum folliculi herum (vergl. Schulin l. c. pag. 493 ff.).

Vollständig analog dem Ovarium der Feldmaus verhält sich das der weissen Varietät der Hausmaus, sowohl was Entwicklung wie Structur derselben anlangt. Auch dieses enthält Segmentalzellen, welche nach und nach die verschiedenen Lagerveränderungen zeigen, wie wir es bei der Feldmaus sahen.

Ratte.

Von diesem Thiere untersuchte ich nur ein Exemplar. Das Ovarium gehörte einem alten Individuum an, und war insofern interessant, als es wahrscheinlich in Folge der verschiedenen Follikelbildungs- und Rückbildungsprocesse, von mehr oder weniger tiefen Furchen durchzogen war und ein vollständig traubiges Aussehen erhalten hatte. Auch dieses enthielt Segmentalzellen polyedrischer Form in strangförmiger Anordnung, doch übertrafen sie die der Feldmaus in geringem Maasse an Grösse. Die Stränge schoben sich wie bei der Maus zwischen die Follikel und corpora lutea hinein und streiften die Albuginea. Das Keimepithel war nur in Einfaltungen erhalten. Ureier waren in lezterem nicht zu ermitteln.

Meerschwein.

Der Eierstock eines Meerschweinchenembryos von 12 cm Länge hat die Gestalt eines regelmässigen Elipsoides von 1 und 2 mm Durchmesser in seinen beiden Hauptaxen. Die Verbindung mit dem Mesovarium ist ziemlich beschränkt. Im Keimepithel findet man namentlich nach der Gegend des Hilus zu reichliche Ureier, theils in der Fläche, theils etwas unterhalb des Niveaus des Epithels liegend. In diesem Falle schieben sich von den dem Urei zunächst gelegenen Zellen des Keimepithels ausgehend kleinere Zellen über die Oberfläche des Ureies hinweg, dasselbe bekleidend. (Vergl. Fig. 11—14 von der Katze.) Schon Balbiani hat solche Bilder bei jungen Hunden beschrieben (l. c. pag. 96 Fig. 47). Er sagt daselbst: „J'ai vu des ovules encore contenus dans l'épithélium ovarien et les cellules épithéliales s'alonger autour de ces ovules de manière à les entourer." Er hält diese von zarten Zellen überwucherten Ureier im Keimepithel bereits für junge Follikel und glaubt in ihnen den besten Beweis für die Waldeyer'sche Lehre, der Abstammung auch der membrana granulosa vom Keimepithel, zu finden. Ich betone aber gleich an dieser Stelle, dass ich nur die freiliegende Seite der Ureier von solchen Zellen bedeckt sah, nie die dem Ovarium selbst zugekehrte.

Eiballen und Follikel jüngeren Stadiums nehmen eine Rindenschicht ein, die etwa nur ein Achtel des Gesammtdurchmessers des Ovariums beträgt, und so ist denn die bei weitem mächtigste

Zone in diesem Stadium die vasculäre. Dieselbe besteht ausser wenigen Blutgefässen hauptsächlich aus polygonalen bis rundlichen Zellen, welche gegen die Oberfläche zu in radiären Reihen, gegen die Tiefe hin in gewundenen Strängen liegen, dabei regelmässig epitheliale Ordnung zeigend. Diese epithelialen Zellenstränge kann man bis weit in das Mesovarium hinein verfolgen. Vereinzelt findet man an denselben grössere Zellen, die sich nach ihrem grossen Kerne und ihrem von Farbstoffen wenig tingirbaren Zellenleib von Ureiern nicht unterscheiden lassen.

Bei einem Meerschweinchen im Alter von etwa acht Tagen, dessen Ovarium ebenfalls eine elipsoïdische Gestalt mit 1,5 mm im grössten Durchmesser hat, ist bereits die zukünftige Albuginea durch einige Züge kernreichen embryonalen Bindegewebes angedeutet, aber als deutliche Schicht noch nicht vorhanden, und ist überall mit den Bindegewebszügen des Inneren auf's engste verbunden. Das Keimepithel dringt an einzelnen Stellen in kolbigen Wucherungen, die durchschnittlich drei Zellen in der Breite zeigen, gegen die parenchymatöse Zone des Ovariums vor, wie dies Waldeyer und Schulin bei jungen Hunden beschrieben, und letzterer auf Tafel II Fig. 16 gezeichnet hat.

Innerhalb der vasculären Zone hat sich das Bild im Vergleich zu dem zuletzt besprochenen Stadium insofern geändert, als die dort noch theilweise gewundenen Zellstränge unter Wachsthum der Zellen sich zu breiteren massiven Balken gestaltet haben, die gegen die Oberfläche drängen und sich zwischen die vergrösserten Follikel hineinlagern. Es findet sich hier dasselbe, was bereits beim Eierstock der Feldmaus über diese Segmentalzellen gesagt ist.

Beim erwachsenen Meerschweinchen hat das Ovarium eine ziemlich reguläre Kugelgestalt von etwa 4 mm Durchmesser. Das Keimepithel ist ausserordentlich regelmässig, die Zellen sind kubisch. Unter demselben überzieht die tunica albuginea als wenig kernreiche, gefässlose Bindegewebsschicht das ganze Ovarium. An einzelnen Stellen, besonders dort, wo weniger grosse Follikel unter ihr vorhanden sind, zeigt die Albuginea mehrfache Schichtung. Man kann deutlich drei Schichten sehen, wobei der Faserverlauf der mittleren Schicht sich senkrecht zu der Faserrichtung der oberen und unteren stellt. Waldeyer (pag. 13) schildert ähnliche Verhältnisse beim erwachsenen Menschen. Innerhalb dieser

dicken Albuginea zwischen den einzelnen Schichten oder in der mittleren traf ich Ureier, aber ohne eine Spur der membrana granulosa. Siehe Fig. 3.

In der Ordnung der aus den Segmentalzellen gebildeten Balken hat sich gegen das vorige Stadium keine wesentliche Veränderung vollzogen. Ich verweise auf Fig. 2 von der Maus.

Einige Beachtung verdient beim Meerschweinchen das frische corpus luteum. Dasselbe besteht (das Thier wurde acht Tage nach dem Werfen getödtet) aus grossen rundlichen und polygonalen Zellen, deren Kern sich durch Boraxcarmin lebhaft färbt, während der Zellenleib beim Auswaschen die Farbe völlig verliert. Erst bei älteren Stadien dieser Bildung halten die Zellen in toto den Farbstoff mehr zurück und unterscheiden sich dann von den Segmentalzellen gar nicht. Auch nach der Gestalt und Grösse ist ein Unterschied nicht zu constatiren.

Hase.

Das Exemplar, welches ich untersuchte, gehörte einem jungen erwachsenen Thiere an. Der Hase wurde in der Weihnachtszeit erlegt, wo also die Geschlechtsthätigkeit cessirt; dass es ein junges Thier war, schliesse ich aus der Abwesenheit von corpora lutea und aus der glatten Beschaffenheit der Oberfläche.

Der Eierstock des erwachsenen Hasen ist im Verhältniss zu anderen Thieren gleicher Grösse auffallend umfangreich; er hat eine annähernde Kugelgestalt von reichlich 1 cm Durchmesser. Die Albuginea ist entsprechend stark entwickelt und aufs innigste mit dem unter ihr liegenden Ovarialstroma verwachsen, welches die Abkömmlinge des Keimepithels enthält. Diese liegen in einer fortlaufenden Schicht unter der Oberfläche und bestehen grösstentheils aus Follikeln mit einschichtiger Granulosaanlage, während nur hier und da wenige grössere in das tiefer gelegene Gewebe hineinragen (siehe Fig. 4). Dieses Eilager nebst der Albuginea hebt sich bei Pikrocarminfärbungen durch seine röthliche Farbe von dem übrigen Eierstockgewebe deutlich ab, welches einen mehr gelblichen Ton trägt, und ist als solches — man kann hier vielleicht ganz passend den Ausdruck „Rindenschicht“ gebrauchen — nur von geringer Ausdehnung im Vergleich zu letzterem. Das ganze Innere des Ovariums unterhalb dieser Rindenschicht besteht fast ausschliesslich aus Segmentalzellen, wenn man von dem

spärlichen Bindegewebe, das diese Zellen nach Strängen abtheilt, absieht. Bei keinem Thiere habe ich diese Elemente in solcher Ausdehnung gefunden, wie gerade hier. Die Zellen sind polygonal von 20—21 μ Durchmesser; ihr Inhalt ist leicht körnig und färbt sich durch Pikrocarmin gelblich, während ihr Kern von 3 μ Durchmesser sich durch seine röthliche Farbe scharf von Protoplasma abhebt. Auch hier liegen sie, von bald zarteren bald stärkeren Bindegewebsscheiden durchzogen, zu langgestreckten massiven Balken angeordnet, deren Richtung stets radiär zur Oberfläche verläuft.

Cebus capucinus.

Der Cebus capucinus, den ich untersuchte, war ein altes Individuum. Sein Ovarium ist kugelig von etwa 6 mm Durchmesser, wie das des geschlechtsreifen Meerschweinchens. Die Färbung der Schnitte erfolgte nach Methode 1, die sich hier als besonders zweckmässig erwies, indem die Differenzen der Färbung ausgeprägter waren als bei der Anwendung von Safranin und der gewöhnlichen Carminmethode. Die ganze Oberfläche (Figur 5) wird von einem regelmässigen Keimepithel überzogen. Darunter folgt eine starke Albuginea und dann ein Bindegewebslager mit jungen Follikeln. Reife Follikel fand ich nicht. Ausserdem enthielt das Ovarium zwei grössere corpora lutea. Der bei weitem grösste Theil der Masse des Ovariums wurde durch Segmentalstränge eingenommen. Die Zellen sind rundlich polygonal; die Grösse circa 18 μ im Durchmesser; die Kerne sind relativ klein (5 μ im Durchmesser). Die Kerne erscheinen bei Anwendung der erwähnten Methode lebhaft roth; der Leib der Zellen zeigte einen schwach gelblichen Farbenton. Die Anordnung der Zellen ist im wesentlichen dieselbe wie bei den Nagern, ganz besonders beim Hasen.

Die corpora lutea sind durch eine dicke bindegewebige Kapsel von den Segmentalsträngen wie von der Oberfläche scharf abgegrenzt. Ihr Inhalt besteht der Hauptsache nach aus dicht gelagerten polygonalen Zellen, die sich in der Färbung durchaus nicht von den Segmentalzellen unterscheiden. Um ein Geringes übertreffen sie die Segmentalzellen an Grösse. Die Ordnung dieser Zellen ist eine innerhalb des corpus luteum radiäre, was dadurch bedingt wird, dass, von einer vena centralis aus, Gefässzweige

mit adventitiellem Bindegewebe in radiärem Verlauf gegen die Kapsel hin diese Zellenmasse durchsetzen.

Pferd.

Ueber das Pferdeovarium besitzen wir eine sehr eingehende Abhandlung Borns, nachdem schon vorher einige kurze Notizen hierüber von Ludwig Franck[1]) und Leisering[2]) mitgetheilt waren. Die Untersuchung dieses Thieres war mir wegen des in München selten zu erlangenden Materials erschwert, zumal der Eibildungsprocess sich fötal und nur noch kurze Zeit postembryonal vollzieht. Ich werde kurz weitere Resultate mittheilen, wie ich sie übereinstimmend mit Born gefunden habe.

In Bezug auf die anatomischen Verhältnisse verweise ich auf die Arbeiten Frank's und Born's.

Beim Durchschnitt des Ovariums eines ganz jungen Fohlens fällt sofort eine bräunliche Masse — das Keimlager Born's — auf, welche das ganze Ovarium bis auf eine schmale Rindenschicht — die Keimplatte Borns — ausfüllt, die sich an dem convexen Rande des bohnenförmigen Organs befindet. Diese enthält die jungen Graaf'schen Follikel. Keimepithel habe ich nicht mehr nachweisen können. Ich kann hier nur die Auseinandersetzungen Born's citiren, der sagt, dass dieses bald nach der Abschnürung der jungen Eier verschwinde und auch von ihm trotz des grossen Materials, welches ihm zu Gebote stand, am ausgebildeten Ovarium nicht mehr hat aufgefunden werden können (pag. 135). Die Eier und jungen Follikel bieten weiter nichts Neues.

Das „Keimlager" Born's stimmt im Wesentlichen mit dem Innern der Ovarien der bisher besprochenen Thieren, insbesondere mit dem des Hasen und des Cebus überein, nur dass das Bindegewebe noch spärlicher vertreten ist. Die Zellen dieses Lagers, die ich auch hier als Segmentalzellen bezeichnen will, haben eine unregelmässig polygonale Gestalt; doch kommen auch rundliche und ovale Formen vor. Sie haben die durchschnittliche Grösse von 27—28 μ, während ihr Kern klein (5 μ) ist und meistens

1) Frank Ludwig, Handbuch der Anatomie der Hausthiere. Stuttgart 1871.

2) Leisering, Gurlt's Handbuch der vergleichenden Anatomie der Haussäugethiere. Neu bearbeitet von Leisering und Müller. Berlin 1873.

seitlich abweicht; ihr Inhalt ist deutlich körnig. Dies Lager der Segmentalzellen — und darin besteht ein Unterschied mit den bisher beschriebenen Thieren — geht während der geschlechtsreifen Zeit vollständig verloren.

Bei der alten Stute besteht das ganze Ovarium ausser ganz vereinzelten Follikeln aus Bindesubstanzen. Die Richtung der einzelnen Züge geht strahlenartig von dem Hilus gegen die Oberfläche hin, um sich hier mit einer concentrisch verlaufenden Albuginea zu vereinigen. Auffallend sind hier die Gefässe des Eierstocks durch ihren korkzieherartigen Verlauf, wie ich ihn bei anderen Thieren so ausgeprägt nicht wiedergefunden habe.

Grohe[1]) war der erste, der auf diese Eigenthümlichkeit der Ovarialgefässe aufmerksam machte. Er sagt von ihnen pag. 278: „Dieselben zeigen nicht nur einen einfach geschlängelten Verlauf, sondern ein exquisit korkzieherartiges Verhalten, ähnlich den arteriae helicinae“.

Katze.

Die Katze ist eins der Thiere, welche zum Studium der Eientwicklung und der histiologischen Zusammensetzung des Eierstockes am meisten in den Bereich der Untersuchungen gezogen worden sind. Allein sie hat auch einen gewissen Vorzug für diesen Zweck vor anderen Säugern, wohl hauptsächlich deshalb, weil ein grosser Theil der Bildung des Eies und des Follikels sich postembryonal vollzieht, und in Folge dessen den Untersuchungen leichter zugänglich ist. Auch erhalten sich bei der Katze noch sehr lange die Reste der ursprünglichen Geschlechtsanlage. Zu meinen Untersuchungen selbst habe ich ein grosses Material verwandt; ich besitze in meinen Präparaten so ziemlich alle wichtigeren Stadien, vom neugeborenen Kätzchen an bis hinauf zum alten Thier. Ich werde jetzt in kurzen Zügen die einzelnen Stadien schildern.

Die Verbindung des Ovariums der neugeborenen Katze — ein Elipsoïd von 2 und 4 mm Durchmesser — mit dem Mesovarium besteht aus einer länglichen, an der Eintrittsstelle in den Eierstock eingeschnürten Platte. Je nachdem also der Schnitt

1) Grohe, Virchow's Archiv. 26. Bd. 1863.

diese Platte in ihrer grössten Ausdehnung getroffen hat oder nicht, ist zu beiden Seiten derselben eine mehr oder minder ausgeprägte Furche erkennbar (siehe Fig. 6 g). Diese Furche, die Grenze zwischen Ovarium und Mesovarium, werde ich, da sie bei der Katze manche Eigenthümlichkeiten aufweist, mit dem Namen „Grenzfurche" bezeichnen. Der hinter dieser Brücke liegende Theil des Mesovariums (Fig. 6, M) erscheint auf Schnitten wulstartig verdickt und zwar stets am meisten nach der äusseren Seite, von welcher das lig. tubo-ovaricum abgeht. Im Keimepithel der neugeborenen Katze sind keine Ureier vorhanden. Ich habe drei solcher Ovarien in Schnittserien zerlegt und an keinem Schnitte Ureier in der Fläche des Epithels gefunden. Das Keimepithel färbt sich durch Haematoxylin und Picrocarmin lebhaft und grenzt sich durch die Färbung scharf von allen darunter liegenden Elementen ab. Dieses Keimepithel beschränkt sich nicht ausschliesslich auf die Oberfläche des Eierstockes, es setzt sich vielmehr auf die Grenzfurche und darüber hinaus auf die nächste Region des Mesovariums fort. Die Grenze desselben gegen die platten Zellen des Peritonäums liegt im Bereich des Mesovariums und tritt durchaus nicht scharf hervor.

In der Rindenschicht (zona parenchymatosa), unterhalb des Keimepithels, finden sich rundliche, nicht zu Gruppen vereinte Zellen als dichtgedrängtes Lager, die in der Grösse kaum die Keimepithelzellen übertreffen, aber schwächer gefärbt sind als diese. Mit zunehmender Tiefe steigt die Grösse dieser Zellen, sie gewinnen den Charakter der Primordialeier und nun beginnt auch eine Gruppirung derselben zu Eiballen, indem aus dem Centrum des Ovariums bindegewebige Lamellen strahlenförmig in diese Schicht hineinwachsen. Diese bindegewebigen Septa sind aber gegen die Oberfläche offen, derart, dass die Eiballen unmittelbar an die subepitheliale Schicht der noch nicht gruppirten Zellen anstossen. Auf diese Eiballen folgt eine Schicht jungen Bindegewebes und um den Hilus herum vereinzelte Epithelstränge. Innerhalb des Mesovariums schon, jenseits der Grenzfurche, findet man Kanäle mit klaffendem Lumen, von cubischem Epithel ausgekleidet, die man bei älteren Katzen an derselben Stelle noch antrifft. Der Wulst am Mesovarium, der sich hart hinter der Grenzfurche befindet (vgl. Fig. 6) enthält wieder massive Epithelstränge von deutlich gewundenem Charakter.

Scharf abgegrenzt (siehe Fig. 6) finden wir die einzelnen Regionen im Eierstock einer zehntägigen Katze. Die an das Keimepithel hart anstossenden Zellen beschränken sich auf eine Rindenschicht von 0,3 mm Tiefe, während das ganze Ovarium eine Tiefe von 1,6 mm hat, und sind scharf vom vasculären Stroma abgeschlossen. Diese parenchymatöse Zone bedeckt cubisches Keimepithel, welches reichliche Ureier enthält. An zahlreichen Schnitten habe ich Bilder gefunden, wie sie in den Figuren 11—14 wiedergegeben sind und die verschiedenen Phasen bei der Ausscheidung eines Ureies aus der Fläche des Keimepithels illustriren. Fig. 11 zeigt das Urei noch in der Ebene des Epithels gelagert, aber bereits infolge seiner Grösse die hart darunter gelegene Bindegewebsschicht einwärts drängend. Es beginnt darauf eine Ueberwachsung eines zur Einwanderung sich anschickenden Ureies durch das Keimepithel. Kleinere Epithelzellen, die als Derivate der zunächst benachbarten anzusehen sind, schieben sich von der Seite her auf die Oberfläche des sich senkenden Ureies (Fig. 12). Indem dieser Process fortschreitet, wird das Urei von diesen kleinen Zellen vollständig bekleidet, so dass die Lücke, die bei dem Ausscheiden des Ureies aus dem Keimepithel entstehen müsste, bereits gefüllt ist, ehe noch das Urei sich vollständig ausgeschaltet hat (Fig. 13). Fig. 14 zeigt einen Eiballen, an welchem die beiden obersten Eizellen eben in der Ausschaltung begriffen sind. Dabei hat die eine bereits die Bekleidung durch die neugebildeten Epithelzellen erfahren, die andere noch nicht. Niemals sah ich die Ureier an ihrer inneren, dem Ovarium zugekehrten Fläche gleichfalls eine Bekleidung durch solche kleinere Epithelzellen erhalten.

Unterhalb des Keimepithels findet sich in diesem Stadium bereits eine, wenn auch nicht continuirliche Bindegewebsschicht, die aus den die Eiballen einscheidenden Septis hervorgeht. Das die Einwanderung beginnende Urei stösst zunächst auf Bindegewebe. Manche Präparate haben mir Verhältnisse gezeigt, wie sie von Foulis abgebildet sind (siehe daselbst Fig. 9 und 11 Tafel XX), d. h. Verhältnisse, aus denen man schliessen darf, es leiste das Bindegewebe der Einwanderung der Ureier Vorschub, indem sich Faserzüge zwischen das in der Einwanderung begriffene Urei und das Keimepithel hineinschieben, ersteres wie mit den Armen einer Zange umfassend.

Am entwickelsten fand ich alle auf die Einwanderung deutenden Vorgänge in der Nähe der Grenzfurche. Die Grenzfurche erregt überhaupt in diesem Stadium besonders Interesse durch die Aenderungen, die das Keimepithel innerhalb derselben erfährt. Die cubische Form dieser Epithelzellen auf der Oberfläche des Ovariums verwandelt sich in eine ausgeprägte cylindrische innerhalb der Furche und namentlich an der dem Ovarium zugewandten Seite. Die Zellen erreichen hier eine Länge von 36 μ. Ihre Kerne wachsen entsprechend. Die Breite beträgt etwa ein Dritttheil der Länge. Bei diesem Wachsthum, das mit dem der Ureier zu vergleichen wäre, stimmen sie aber in der Gestalt nicht mit letzteren überein, indem der Längsdurchmesser senkrecht zur Wand der Furche gestellt ist. Ich muss es dahin gestellt sein lassen, ob diese grossen Cylinderzellen einwandern.

Die zona parenchymatosa ist nun von Bindegewebszügen, deren Hauptrichtung radiär zur Oberfläche verläuft, wobei aber auch Anastomosen bestehen, zu einem Maschenwerk gestaltet (siehe Fig. 8), dessen Zwischenräume mit epithelialen Gebilden vollständig ausgefüllt sind. Diese bestehen aus runden Eizellen, von denen sich viele in Theilung befinden. Man sieht hier wieder alle Phasen der Karyokinese. Zwischen den jungen Eizellen befinden sich kleinere runde Zellen, die sowohl den bindegewebigen Wandungen anhaften, als auch die Lücken zwischen den grösseren Zellen ausfüllen. Die tiefer gelegenen Eizellen übertreffen die oberen an Grösse. Eine Follikelbildung hat noch nicht stattgefunden.

Bei dem zweiten und dritten Schnitte, der parallel mit der Oberfläche gemacht ist, sieht man rings am Rande die mosaikförmige Structur des Keimepithels (Fig. 9). Der Innenraum des Schnittes ist durch Bindegewebszüge in rundlich-eckige Felder abgegrenzt, in denen die jungen Eizellen lagern. Combiniren wir nun beide Bilder mit einander, so stellt sich das Maschenwerk des Querschnitts jetzt als geschlossene, mit Eizellen gefüllte „Schläuche“ oder besser „Säckchen“ heraus, die der Tiefe nach in zwei bis drei Reihen übereinander lagern.

Nach der Tiefe zu sind diese rundlichen Eischläuche durch eine besondere Wandschicht gegen das Stroma geschlossen.

Die in dem vorausgehenden Stadium beschriebenen Epithelschläuche der Hilusgegend sind jetzt auch ihrerseits weiter in das Stroma hineingewachsen und nähern sich den von der Oberfläche

her eindringenden Eischläuchen (siehe Fig. 6). Auf der Brücke zwischen Eierstock und Mesovarium liegen wieder die Kanäle des Waldeyer'schen Epoophorons, deren Enden aber (siehe Fig. 7) deutlich in die erwähnten soliden Stränge sowohl ovarial- wie mesovarialwärts übergehen.

Bei einer Katze von etwa 20 Tagen beginnt bereits an dem Scheitel des Ovariums sich aus den Bindegewebszügen eine Albuginea zu bilden. Das Keimepithel darüber ist regelmässig cubisch und hat ruhende Kerne, und nur noch nach der Grenzfurche zu sieht man Ureier in demselben. Wie ich bereits früher hervorhob, bildet sich die Albuginea, indem die die Eischläuche einscheidenden radiären Bindegewebszüge sich unterhalb des Keimepithels in die der Oberfläche parallele Richtung umwenden und so die Eischläuche vom Keimepithel trennen.

Die Eizellen in den Schläuchen haben im Vergleich zu der 10tägigen Katze bedeutend an Umfang gewonnen; ebenso erscheinen auch letztere selbst länger, und dieses Eilager hat jetzt eine Tiefe von 0,5 mm, während das ganze Ovarium einen Durchmesser von 2 mm hat. In den am tiefsten gelegenen Säcken liegen stets der vasculären Zone zu die Eizellen oft so gedrängt aneinander, dass sie die Form von Cylindern bekommen.

In der Zona vasculosa haben sich die aus dem Sexualtheil des Wolff'schen Körpers stammenden soliden Zellstränge auf Kosten des bindegewebigen Stromas ebenfalls bedeutend vergrössert. Oft zeigen sich kleinere Lücken in ihnen; nie wird man auch einzelne Ei-ähnliche Zellen darin vermissen. Träfe man auf solche Verhältnisse ausschliesslich in der Grenzgegend beider Zonen des Eierstockes, so könnte die Auffassung sich geltend machen, es habe hier eine Verbindung von Eiballen und Segmentalsträngen stattgefunden, und es wäre ein Ei von den Segmentalzellen umwachsen worden. Indessen sieht man solche von den Eizellen nicht zu unterscheidende grosse Elemente häufig entfernt von jener Grenze im Inneren von Schläuchen am Mesovarium (siehe Fig. 7). Der Wulst am Mesovarium ist im Schwinden begriffen. In demselben Maasse gleicht sich die Furche aus.

Bei einem etwa 30—40tägigen Thiere ist bereits eine vollständige Albuginea vorhanden. Nichtsdestoweniger sieht man in der Nähe der Grenzfurche im Keimepithel ganze Reihen von Ureiern und zwar unter Verhältnissen, die auf eine lebhafte Proliferation

derselben deuten. Dagegen scheint die Einwanderung auf ein Hinderniss zu stossen, als welches ich die tunica albuginea ansehe. Denn anstatt sich in die Tiefe zu senken, erheben sich die Ureier mehr über die Fläche des Keimepithels. Ja es schien mir nach manchen Bildern, als wenn sie aus dem Keimepithel hinausgedrängt würden.

Es beginnt an der inneren Grenze des Eilagers die Bildung von Follikeln und zwar in unmittelbarer Nähe der Enden jener Segmentalschläuche, die vom Hilus hervorgewachsen sind. An diesen haben sich gleichfalls Abschnürungen vollzogen, indem von den gestreckten Epithelsträngen sich rundliche Zellgruppen separiren und vom Bindegewebe umschlossen werden. Diese Zellen sind bei der Katze beträchtlich kleiner als bei den Nagern, beim Cebus und Fohlen. Ihr Durchmesser beträgt etwa 7 μ. Ihre Kerne (3—4 μ) sind relativ gross. Den Dimensionen nach stimmen sie mit den Zellen der Granulosa der in Bildung begriffenen Follikel überein, und so gewönne die Ansicht von Kölliker, der die Granulosazellen von den Elementen seiner Markstränge herleitet, einen gewissen Boden. Ich kann mich dieser Ansicht indessen auf Grund anderweitiger Erfahrungen, von denen weiter unten die Rede sein wird, keineswegs anschliessen.

Im Alter von zwei Monaten hat sich der Eibildungsprocess bei der Katze vollständig abgewickelt. Unter dem platteren Keimepithel und einer gefässlosen tunica albuginea von 0,06 mm Dicke liegt das Eilager. Zunächst folgt eine Zone junger Follikel in 6 bis 8 Lagen über einander, aber doch nesterweise gruppirt, eine Gruppirung, die an die Eiballen früherer Stadien erinnert. Auch an den oberflächlichsten sehe ich bereits überall die membrana granulosa in Bildung begriffen. Tiefer liegen ältere Follikel und zwischen diesen nun in Strängen und Gruppen Segmentalzellen, deren Masse das Bindegewebe überwiegt. Das Bild stimmt im wesentlichen mit dem überein, welches Schrön (l. c. Taf. XXXIII Fig. 1) von einer zweijährigen Katze gibt.

Bei der zweijährigen Katze fand ich in Uebereinstimmung mit Schrön diese Zone fast in derselben Weise vor, wie bei dem zweimonatlichen Thiere, allein mit dem Unterschiede, dass da, wo ein reifer Follikel diese Zone durchbrechend bis zur Oberfläche vorgedrungen war, sich in Begleitung desselben auch Segmentalzellen vorgeschoben hatten und somit bis an die äussersten Grenzen

des Eierstocks gelangt waren. Wie bei der Maus ergab sich auch bei der Katze, dass an den Stellen, wo ein Graaf'scher Follikel geborsten war, in der nächsten Umgebung eines corpus luteum die Bildung von Ureiern und die Einwanderung derselben von Neuem erfolgte, als wenn durch jenen Process der Berstung, wobei die Albuginea getrennt wurde, ein Hinderniss beseitigt wäre, das diese Reproduction und dieses Einwandern vorher gehemmt hatte.

Das frischgebildete corpus luteum der Katze zeigt dieselben Verhältnisse, wie ich sie vom Cebus capucinus schilderte. Die Zellen in denselben („Luteinzellen", Schulin) stimmen nach Aussehen und Grösse mit denen des eben erwähnten Objectes überein, indessen ist hier eine Differenz ausdrücklich hervorzuheben. Beim Cebus und den Nagern sind diese Luteinzellen von annähernd derselben Grösse wie die in der nächsten Umgebung des corpus luteum angetroffenen Segmentalzellen. Bei der Katze hingegen beträchtlich grösser als die Segmentalzellen, um das doppelte und dreifache sie übertreffend. Ihr Durchmesser beträgt 26 μ, der ihrer Kerne 7—8 μ.

Bei einer ganz alten Katze sah ich das Ovarium dem ligamentum latum mit breiter Basis angeheftet; ein annähernd stielartiger Ansatz, wie beim jungen Thiere, fehlt durchaus. Das Keimepithel war in ganzer Ausdehnung erhalten, die Zellen desselben aber kleiner und flacher als in der Jugend. In der Albuginea konnte ich deutlich fünf Bindegewebszüge unterscheiden, deren Richtung stets abwechselnd senkrecht zueinander verlief. Unter ihr befanden sich noch vereinzelt junge Eier von etwa 53 μ Durchmesser, in Gruppen zu dreien und vieren gelagert; eine Granulosaanlage war an sämmtlichen vorhanden. Aeltere Follikel fand ich nur noch wenige und meistens im obliterirten Zustande. Ich will nur kurz an dieser Stelle erwähnen, dass ich gerade bei den Follikeln der Katze auf „Nagelzellen" am häufigsten gestossen bin, wie sie Schulin (l. c. pag. 496 ff.), ausführlich beschreibt und Fig. 23 zeichnet. Im Uebrigen bestand das ganze Ovarium ausser einigen Resten von älteren corpora lutea aus Bindegewebe. Segmentalzellen konnte ich nicht mehr nachweisen.

Schaf.

Der Eierstock der von mir untersuchten Wiederkäuer, Schaf und Rind, zeigt ein verschiedenes Verhalten von dem der bis jetzt

behandelten Thiere. Vor allem vollzieht sich die Ei- und Follikelbildung schon in frühester Embroynalzeit. Die Untersuchung des Schafes habe ich mit einem Embryo von 15 cm Steisslänge begonnen und von hier aus in etwa sechs verschiedenen Altersstufen bis zum ausgetragenen Individuum verfolgt. Der Unterschied der einzelnen Stufen ist aber ein so unbedeutender, dass ich sie zum grossen Theil insgesammt behandeln kann.

Die Gestalt des Eierstocks der Schafembryonen ist nierenförmig. Dem Hilus dieser Form entspricht die Anheftung des Mesovariums. Die Grenzfurche schneidet sehr tief ein. Bei einem Embryo von 15 cm Steisslänge war das Keimepithel fast platt, Ureier in der Fläche desselben nicht vorhanden. Auch in der Grenzfurche zeigte das Epithel dieselbe Beschaffenheit. Unterhalb desselben folgte keine dichtgewebte Albuginea, sondern ein lockeres, von rundlichen Lücken erfülltes Bindegewebe. Dann folgt das Eilager, aus zerstreuten Nestern bestehend, zwischen denen starke Bindegewebszüge nach allen Richtungen sich kreuzend verliefen; ein durchaus verschiedenes Bild von dem, das der Eierstock der Katze bot. Dasselbe Verhalten zeigt das Ovarium am Embryo von 25 cm Steisslänge. Die nesterförmig gruppirten Eier waren alle bereits von einer granulosa umgeben. Segmentalcanäle oder massive Epithelstränge, die von denselben herzuleiten wären, habe ich in diesem frühen Stadium im Inneren des Ovariums nicht gefunden. Bei einem fast reifen Fötus von 40 cm Steisslänge traf ich von cubischen Epithel ausgekleidete Canäle an der Anheftungstelle des Mesovariums. Diese Stelle war mittlerweile beträchtlich breiter geworden, die Grenzfurche entsprechend flacher. Dasselbe sah ich bei einem ausgetragenen Thiere. Beim alten Schaf finden sich im Ovarium, doch näher dem angehefteten als dem freien Rande kugelige Körper von 0,8—1 mm Durchmesser, die von Bindegewebe und glatten Muskelfasern in concentrischen Zügen umgrenzt werden und im Inneren sich als ein Knäuel von Kanälen erweisen, die mit weiter Lichtung versehen, durch cubisches Epithel ausgekleidet sind. Im Mesovarium trifft man ganz spärlich vereinzelte Reste solcher Kanäle. Diese Körper lassen sich wohl mit Recht nach Waldeyer als Epoophoron bezeichnen, und es geht aus dem Gesagten hervor, dass das Hineinwachsen der Segmentalcanäle in das Ovarium nur spät und in geringer Ausdehnung erfolgt. Von einem Contact des Eilagers mit diesen Bildungen kann beim Schaf

nicht im entferntesten die Rede sein. So enthält denn auch die mächtig entwickelte zona vasculosa keine Spur von Zellsträngen, Zellgruppen oder vereinzelten Zellen, die irgend welchen epithelialen Character trügen und als Markstränge, Kornzellen etc. bezeichnet werden könnten.

Rind.

Bei einem Kalbsembryo von 25 cm Steisslänge zeigt sich die Gestalt des Ovariums als eine ausgeprägt nierenförmige. An dem Grunde eines tiefen Hilus inserirt sich das Mesovarium als schmaler Stiel, der aus compacten Längszügen von Bindegewebe besteht. Das Keimepithel tritt wenig hervor; es besteht aus kleinen, abgeplatteten Zellen mit relativ grossen Kernen. Ureier finden sich darin so spärlich, dass ich erst beim Durchmustern einer Schnittserie, die das ganze Organ umfasste, einige wenige fand. Der Abstand des Hilus vom freien Raude betrug bei diesem Objecte 1,5 mm, die Tiefe des Eilagers ca. 0,4—0,5 mm. Es fanden sich längliche Eiballen in radiärer Richtung angeordnet, mit bindegewebigen Septis dazwischen, neben rundlich abgegrenzten Portionen. Besonders hervorheben muss ich aber, dass die Grösse der einzelnen Zellen, die diese Ballen zusammensetzten, eine sehr verschiedene war, indem neben unzweideutigen Eiern sich zahlreiche kleinere Zellen fanden. An der inneren Grenze dieser zona parenchymatosa waren Primärfollikel vorhanden. Innerhalb der zona vasculosa, die vom Hilus an bis zu den am tiefsten gelegenen Follikeln 0,6—0,7 mm maass, sah ich keine Spur von Bildungen epithelialer Natur. Dasselbe kann ich von dem Stiele selbst sagen.

Bei einem Rinderfötus, der auf etwa 5 Monate zu schätzen war, hatte sich die Nierenform des Ovariums mehr ausgeglichen; das vorher strangförmig, stielartig sich inserirende Mesovarium zeigte sich jetzt als breitere Platte. Die Zellen des Keimepithels sind sehr klein, im Durchschnitt quadratisch. Eine Albuginea ist vorhanden, das Eilager zeigt gruppenweise zusammenliegende Primordialfollikel mit meistens einfach geschichteter Granulosa; tiefer liegen, mehr vereinzelt, grössere Follikel.

Segmentalstränge im Mesovarium, theils massive Stränge, theils mit einem Lumen versehene Canäle zeigten sich selbst bis in das Ovarium hineindringend. Figur 15 stellt einen

solchen Strang dar, der bereits an der Grenze des Eilagers sich fand und der Oberfläche annähernd parallel verlief. Querschnitte solcher dicht mit Epithelien gefüllter Stränge können mit den Anschnitten Graaf'scher Follikel bei flüchtiger Untersuchung verwechselt werden.

Der Eierstock des jungen Kalbes hat an der Oberfläche Furchen, und Durchschnitte ergeben Bilder, wie sie Waldeyer Taf. II Fig. 14 gezeichnet hat. Dagegen fand ich keine Anhaltspunkte dafür, dass diese Einsenkungen der Einwanderung von Elementen des Keimepithels dienen. Nie sah ich Ureier in denselben und fand stets die Albuginea mit von der Einsenkung betroffen. Sie grenzte den Boden der Furche von dem Eilager stets in bestimmter Weise ab. Die Segmentalschläuche fand ich ebenso vertheilt wie im vorigen Stadium. Bei einer erwachsenen Kuh habe ich nicht mit Sicherheit irgend welche Reste dieser Epithelschläuche im Ovarium auffinden können. Auch His spricht sich hinsichtlich des Vorkommens seiner Kornzellen im Eierstock einer erwachsenen Kuh sehr reservirt aus.

Schwein.

Von Schweinen habe ich nur Eierstöcke erwachsener Thiere untersuchen können.

Bei einem einjährigen Schwein traf ich in dem sehr regelmässig gebildeten Keimepithel keine Ureier. Nach den Kernen des Epithels kann man dasselbe als ruhend bezeichnen. Im Eilager fanden sich neben überwiegend vorhandenen Follikeln in verschiedenen Stadien einzelne Eiballen, aber ohne Berührung mit dem Keimepithel. Es war vielmehr eine starke, gefässlose Albuginea in ganzer Ausdehnung vorhanden. Die Albuginea zeigte in ihrer ganzen Dicke nur eine Faserrichtung. Schichten mit sich kreuzenden Richtungen der Elemente sah ich nicht. Epitheliale Gebilde, die auf Segmentalstränge zu beziehen gewesen wären, habe ich weder im Ovarium noch an der Ansatzstelle des Mesovariums nachweisen können.

Hapale.

Von diesem Thiere habe ich die Eierstöcke an zwei Exemplaren untersucht; beide gehörten jungen erwachsenen Thieren an,

deren Ovarium noch keine corpora lutea enthielt. Die äussere Gestalt derselben war kugelförmig. Unter dem cubischen Keimepithel und einer gefässlosen Albuginea befand sich noch eine Corticalzone von primordialen Follikeln, während das übrige Stroma des Ovariums zum grossen Theile solche älterer Bildung ausfüllten. Zwischen diesen nun lagen wieder von Bindegewebe eingescheidete massive Epithelstränge. Die Zellen hatten rundlich polygonale Form. Sie erstreckten sich bis in das Eilager, radiär zwischen die unter der Oberfläche liegenden primordialen Follikel eindringend.

Mensch.

Die Gestalt des Ovariums eines Neugeborenen weicht von den bisher beschriebenen Formen ab. Es stellt eine längliche Platte dar von 1,5 cm Länge und von resp. 3,8 mm und 1,5 mm im Quer- und Dicke-Durchmesser. Die beiden Flächen zeigen vielfach quere Furchen. Das Keimepithel ist sehr regelmässig gebildet; die Zellen sind rundlich bis cylindrisch. Ureier habe ich nach Anfertigung zahlreicher Schnitte gar nicht angetroffen. Ich nehme daher an, dass der Einwanderungsprocess um die Zeit der Geburt einen Abschluss erfahren hat. Eine dünne Albuginea ist in ganzer Ausdehnung erhalten, in sofern man überall mit dem Keimepithel der Oberfläche parallel laufende Bindegewebszüge sieht. Doch grenzen sich dieselben nicht von dem tiefer gelegenen Bindegewebe ab. Das Eilager enthält keine Eiballen, sondern ausschliesslich primordiale Follikel; die Dicke dieser Schicht ist relativ mächtig und 1 mm tief, die zona vasculosa dementsprechend unbedeutend. Die Follikel liegen in der Mehrzahl vereinzelt, durch breite Bindegewebszüge getrennt. Diese letzteren halten keine bestimmte Richtung ein, sondern durchflechten sich allseitig. Hin und wieder sieht man eine Gruppe einiger, näher zusammenliegender Follikel. An den am tiefsten gelegenen Follikeln fand sich eine zwei- bis dreizeilige membrana granulosa.

Vom Segmentalsystem stammende Kanäle finden sich als rundlich begrenzte Körper im Mesovarium, aber vereinzelt und in ziemlichem Abstand vom Hilus des Ovariums. Es sind also dies die von Waldeyer als Epoophoron bezeichneten Gebilde. Sie bestehen aus dickwandigen Kanälen von gewundenem, stellenweise aufgeknäuelten Charakter. Das Epithel ist cubisch, an einigen

Stellen das ganze Lumen anfüllend. Hin und her erblickte ich darin grosse Zellen von den Dimensionen und Verhältnissen, wie Ureier im Keimepithel sie bieten. Der kugelige Kern derselben stimmte ganz mit dem der Ureier überein. Diese Gebilde wachsen beim Menschen nicht nachträglich in das Ovarium hinein, denn beim 4½ monatlichen Kinde fand ich keine Spur derselben innerhalb des Ovariums.

Resultate.

Die Untersuchung hat ergeben, dass in verschiedenem Grade und in wechselnder Menge sich im Ovarium verschiedener Säugethiere Gebilde epithelialer Natur, theils als massive Stränge, theils als Canäle, theils als Zellgruppen vorfinden, die von den Gebilden des Keimepithels verschieden sind. Epithelbildungen im Ovarium aber können nur aus zwei Quellen hergeleitet werden, einmal aus dem Keimepithel und zweitens aus dem Segmentalsystem (Urnierenkanälchen, glomeruli desselben, und von diesen ausgehende Bildungen.) Es kann nach dem Befunde an den beschriebenen Thieren keinem Zweifel unterliegen, dass Canäle und Epithelstränge vom Mesovarium aus, relativ spät in das Stroma des Eierstocks hineinwachsen. Ja bei manchen Thieren (Mensch, Schwein) unterbleibt dieses Hineinwachsen ganz; es persistiren die Reste dieser Bildungen im Mesovarium oder in der Gegend des Hilus des Ovariums (Schaf), dadurch wird die Herkunft der in Rede stehenden Elemente vom Keimepitel ausgeschlossen, und es bleibt nichts anderes übrig, als dieselben vom Segmentalsystem herzuleiten. Diese Herleitung erfährt eine gewichtige Stütze durch die Beobachtungen Max Braun's, der das Hervorgehen solcher in die Anlage des Genitalorgans hineinwachhen- der Epithelstränge und Kanäle von der Wand der glomeruli der Urniere direct beobachtete. Aber diese vom Segmentalsystem herzuleitenden Bildungen zeigen sich keineswegs bei allen Säugethieren in rudimentärer Form und Ausdehnung. Im Gegentheil giebt es Arten, bei denen dieselben zu mächtiger Entwicklung gelangen, das bindegewebige Stroma fast vollständig verdrängen und der Masse nach wenigstens zeitweise den Hauptttheil des Eierstocks bilden (Meerschwein, Hase, Cebus capucinus, Pferd). Zwischen diesen beiden Extremen, d. h. der Gruppe von Thieren, bei denen die Segmentalzellen den Eierstock gar nicht erreichen, und der

zweiten Gruppe, bei welcher sie einen überwiegenden Bestandtheil des Eierstocks bilden, nehmen andere (Katze, Rind, Hapale) eine Mittelstellung ein; Stränge oder Zellgruppen epithelialer Natur finden sich hier jedenfalls im Eierstock selbst bis in die Nähe des Eilagers reichend. Indessen lässt sich auch bei der zweiten Gruppe, wo sich später massenhaft entwickelte solide Epithelstränge in radiären Zügen durch den ganzen Eierstock hindurch angeordnet finden, darthun, dass dieselben vom Hilus her hineinwachsen (Meerschwein). Am sichersten beobachtete ich dieses successive Hineinwachsen bei der Katze.

Nach den oben dargelegten Verhältnissen muss ich mich mit Entschiedenheit gegen die Auffassung aussprechen, dass diesen epithelialen Strängen irgend ein Antheil an der Bildung der membrana granulosa zufiele. Kölliker neigt bekanntlich dieser Ansicht zu, und in der That liegen bei manchen Thieren, z. B. der Katze, dem Meerschweinchen und in älteren Stadien auch bei der Maus, die Verhältnisse der Art, dass eine Betheiligung der Zellen dieser Stränge an dem Bildungsprocess der Follikel möglich erscheint. denn die Derivate des Keimepithels und jene Elemente berühren sich unmittelbar. Indessen wird die Auffassung doch von vorneherein unbestreitbar sein, dass die membrana granulosa bei sämmtlichen hier in Betracht kommenden Thieren denselben Ursprung nimmt. Wenn es nun Säugethiere giebt, bei denen im Inneren des Ovariums jüngerer wie älterer Individuen solche Epithelstränge vollständig fehlen (Mensch, Schwein), wenn weiter in anderen Fällen dieselben das Eilager gar nicht erreichen (Schaf) oder erst erreichen, nachdem dort bereits Follikel gebildet sind, und wenn ich endlich dafür Beispiele gebracht habe, dass auch bei jenen Thieren, die geeignet wären, der Auffassung Kölliker's Vorschub zu leisten (Katze, Maus), sich im Eilager bereits Follikel vorfinden, ehe die Segmentalstränge zu letzteren gedrungen sind, so glaube ich ausreichenden Grund zu haben, diesen Strängen respective ihren Elementen jeden activen Antheil an der Bildung der Follikel abzusprechen.

Dieselben Gründe sprechen auch gegen die Betheiligung der Segmentalzellen bei der Entstehung der corpora lutea, so sehr auch die Aehnlichkeit der „Luteinzellen" mit diesen Segmentalzellen, z. B. beim Cebus und Meerschweinchen, den Anschein erweckt, als beständen Beziehungen zwischen beiden Gebilden.

In Bezug auf die Rolle, die im Laufe der Entwicklung des Eierstocks dem Keimepithel zufällt, habe ich nicht wesentlich Neues demjenigen hinzuzufügen, was seit Waldeyer's grundlegender Arbeit auf diesem Gebiete ermittelt ist. Ich muss es betonen, dass alle meine Beobachtungen mit den Anschauungen und der Lehre Waldeyers harmoniren. Einige Punkte, die ich des Interesses werth halte, erlaube ich mir aber noch besonders hervorzuheben.

Den Mechanismus, der bei der Einwanderung Statt hat, anlangend, so scheint mir die Beobachtung nicht unwichtig, dass ein Urei, bevor es sich unter die Fläche des Keimepithels gesenkt hat, von Epithelzellen überwachsen wird (siehe Fig. 11—14). Es treten uns genau dieselben Bilder an den Eierstöcken der Säugethiere entgegen, die H. Ludwig[61] von raja batis gezeichnet hat (vergl. daselbst Taf. III Fig. 29 und 30). Das Epithel füllt die Lücken also nicht erst dann aus, wenn das Urei bereits ausgeschieden ist, sondern es überkleidet schon vorher das letztere, und diese das Gebilde überwachsende Epitheldecke mag immerhin einen Druck auf dasselbe ausüben, der der Einwanderung förderlich ist. Ob das Bindegewebe gleichfalls eine active Rolle bei der Einwanderung spielt, lasse ich dahin gestellt sein. Man sieht nicht selten Verhältnisse, wie ich sie auf pag. 392 erwähnt habe. Foulis geht weiter. Er lässt die auch von mir gesehenen zungenförmig sich dem Urei anschmiegenden Bindegewebsstränge das Keimepithel durchbrechen und Ureier oder Gruppen derselben vollständig umwachsen (vergl. dessen Taf. XX Fig. 7, 12, 16). Wucherte nun das Keimepithel darüber hinweg, so läge das Urei vom Bindegewebe umgeben unterhalb desselben. Derartiges habe ich nie gesehen; ebenso wenig das vielschichtige Keimepithel, das Foulis wie Balfour von Ovarien der jungen Ziege zeichnen (s. dessen Fig. 6). Gegen eine solche Thätigkeit des Bindegewebes im Allgemeinen spricht der Umstand, dass bei der zehntägigen Katze langgestreckte Eiballen unmittelbar an das Keimepithel anstossen, also durch Bindegewebe gegen letzteres nicht abgeschlossen sind. Die mit m bezeichneten Zellen in der Fig. 7 von Foulis sind wahrscheinlich Epithelien.

Bei dieser Function des Keimepithels scheint der Albuginea eine regulirende Rolle zuzufallen; so lange das Keim-

1) Hubert Ludwig: Ueber die Eibildung im Thierreiche. Preisschrift Würzburg. 1874.

epithel lebhaft Ureier producirt, ist eine Albuginea nicht vorhanden. Die Bindegewebszüge im Eilager haben einen radiären Verlauf. Hat eine Albuginea sich gebildet, d. h. laufen an der Unterfläche des Keimepithels continuirlich Bindegewebszüge in der Richtung der Oberfläche, so sistirt die Thätigkeit des Epithels. Zunächst scheint das Keimepithel die Production noch fortzusetzen; denn man trifft bei der jungen Katze (pag. 394), nachdem die Bildung der Albuginea begonnen hat, hie und da sich übereinander schichtende Ureier, deren Einwanderung ein Hinderniss entgegenzustehen scheint. Als dieses Hinderniss sehe ich die Albuginea an. Im Allgemeinen hört also die Production der Ureier auf, nachdem die Albuginea mächtiger geworden ist. Das Keimepithel tritt in den Zustand der Ruhe. Dazu mag der Umstand mitwirken, dass die Albuginea sehr gefässarm ist. Dem Epithel würde durch dieselbe das Nährmaterial entzogen werden.

Die Bildung der Albuginea beginnt in der Region des Ovariums, die vom Mesovarium die entfernteste ist — ich habe oben diese Region als Scheitel bezeichnet — und der Process schreitet von hier gegen die Grenzfurche fort. Dementsprechend vermisst man die Ureier zuerst in dieser Scheitelgegend, während man gegen die Grenzfurche zu solche noch antrifft. So zeigt sich bei der jungen Katze die Gegend der Grenzfurche noch in voller Thätigkeit, während am Scheitel das Keimepithel bereits in den ruhenden Zustand übergegangen ist (vergl. pag. 394).

Die gleiche Aufeinanderfolge halten bei der Maus die Follikel beim Reifen ein. Ich fand bei der jungen Maus die ältesten Follikel in der Scheitelgegend, gegen das Mesovarium hin jüngere Bildungen (Fig. 1).

Allein die Albuginea wird später stellenweise durchbrochen, dort, wo Follikel gegen die Oberfläche drängend platzen; und wenn meine eben entwickelte Anschauung richtig ist, so könnte man erwarten, dass in diesen Regionen das Keimepithel seine Funktion wieder aufnähme. In der That habe ich bei der Maus (vergl. pag. 384) bei dem Meerschweinchen und der Katze (vergl. pag. 396) in der nächsten Umgebung reifender Follikel und gelber Körper wieder Ureier im Keimepithel und in der Einwanderung begriffen getroffen.

Die Segmentalschläuche vom Kalb und der Katze, die ich in Fig. 7 und 15 gezeichnet habe, erinnern derart an die Eischläuche Pflügers (vergl. dessen Taf. I und II, 4), dass es mir wahrschein-

lich scheint, ein Theil seiner Eischläuche sei auf Abkömmlinge des Segmentalsystems zu beziehen, um so eher als man in diesen Schläuchen eiartige Zellen antrifft (Meerschwein, Katze, Mensch, siehe Fig. 7). Ich deute jetzt dieses Vorkommen im Sinne von Braun dahin, dass in frühester Zeit bei schwach entwickelter Genitalanlage Ureier von den in unmittelbarer Nähe des Keimepithels gelegenen Segmentalschläuchen aufgenommen worden sind.

Die Bildung der membrana granulosa der Follikel anlangend hebe ich hervor, dass die Zellen derselben weder von den Epithelien der Segmentalschläuche herzuleiten sind, noch auch in dem Sinne direct von dem Keimepithel stammen können, dass gleichzeitig mit den Ureiern kleinere Zellen dieses Epithels einwanderten. Denn in zahlreichen Fällen gebricht es den eingewanderten Ureiern, ja den Eiballen vollständig an solcher Begleitung (Fig. 3, Fig. 8). So bleibt wohl nichts anderes übrig, als anzunehmen, dass die Zellen der membrana granulosa innerhalb des Stromas von den Ureiern gebildet werden. Der Bildungsmodus aber ist noch zu ermitteln.

Die mitgetheilten Untersuchungen machte ich im Herbste und Winter 1881/82 unter Anleitung des Herrn Prof. Dr. Carl Kupffer im histiologischen Institut zu München, und vervollkommnete dieselben im Wintersemester 1882/83. Ich sage meinem hochverehrten Lehrer für die freundliche Unterstützung, die er mir zu Theil werden liess, an dieser Stelle meinen aufrichtigsten Dank.

Erklärung der Abbildungen.

Bezeichnung der wiederkehrenden Buchstaben.

al. = Albuginea.
b. = bindegewebige Septa.
c. l. = corpus luteum.
e. = Epithelzellen und Stränge des Segmentalsystems.
ei. = Eiballen.
f. = Primärfollikel.
g. = membrana granulosa.
gf. = Grenzfurche.

K. = Kapsel des Ovariums.
Ke. = Keimepithel.
M. = Mesovarium.
Ov. = Ovarium.
p. = Eilager (zona parenchymatosa).
s. = Canäle des Segmentalsystems.
t. = Theca folliculi.
u. = Urei.
x. = Ureier ähnliche Zellen.

Fig. 1. Eierstock einer jungen Maus. Leitz. Syst. III. Ocul. I.

Fig. 2. Erwachsene Maus. Eine Gegend des Ovariums in der Nähe reifender Follikel. Leitz, Syst. VII. Oc. III.

Fig. 3. Erwachsenes Meerschwein. Drei Ureier, das eine vom Keimepithel überwachsen, die beiden anderen zwischen den verschiedenen Faserzügen einer dreischichtigen Albuginea steckend. Leitz, Syst. VII. Oc. I.

Fig. 4. Aus dem Ovarium eines erwachsenen Hasen. Leitz, Syst. VII Oc. I.

Fig. 5. Aus dem Eierstock von cebus capucinus. Leitz, Syst. VII. Oc. I.

Fig. 6. Durchschnitt durch das Ovarium einer zehntägigen Katze. Vergrösserung circa 40.

Fig. 7. Aus demselben. Canäle und Epithelstränge des Segmentalsystems in der Nähe des Hilus. Leitz, Syst. VII. Oc. III.

Fig. 8. Zehntägige Katze (radiärer Schnitt).

Fig. 9. Flachschnitt von demselben Object. Leitz, Syst. VII. Oc. I.

Fig. 10. Grenzfurche der zehntägigen Katze. Leitz, Syst. VII. Oc. III.

Fig. 11, 12, 13, 14. Verschiedene Stadien der Ueberwachsung von Ureiern durch das Keimepithel von einer zehntägigen Katze. Leitz, Syst. VII. Oc. III.

Fig. 15. Aus dem Eierstock eines Rindsfötus von circa 5 Monaten. Vergrösserung etwa 100.

Literatur-Verzeichniss.

1) Pflüger: Die Eierstöcke der Säugethiere und des Menschen. Bonn 1863.

2) O. Schrön: Beitrag zur Kenntniss der Anatomie und Physiologie des Eierstockes der Säugethiere. v. Siebold's und Kölliker's Zeitschrift f. wissenschaftl. Zoologie. Bd. XII. 1863.

3) Spiegelberg: a) Die Entwicklung der Eierstocksfollikel und der Eier der Säugethiere. Nachr. von der Univers. und der königl. Gesellschaft der Wissenschaften zu Göttingen. Nr. 20 vom 9. Juli 1860. b) Drüsenschläuche im fötalen menschl. Eierstock. Virchow's Arch. XXX. 1864.

4) L. Letzerich: Pflüger's Untersuch. aus dem physiol. Laboratorium zu Bonn. 1865.
5) Borsenkow: Ueber den feineren Bau des Eierstocks. Würzburg. naturwissenschaftl. Zeitschr. IV. 1863.
6) Th. Langhans: Ueber die Drüsenschläuche des menschlichen Ovariums. Virchow's Archiv XXXVIII. 1867.
7) W. His: Beobachtungen über den Bau des Säugethiereierstocks. Max Schultzes Arch. f. mikr. Anat. Bd. I.
8) W. Waldeyer: Eierstock und Ei. Leipzig 1870.
9) W. Romiti: Ueber den Bau und die Entwicklung des Eierstocks und des Wolff'schen Ganges. Arch. f. mikr. Anat. X.
10) Th. Egli: Beiträge zur Anatomie und Entwicklungsgeschichte der Geschlechtsorgane. I. Dissert. Basel 1876.
11) Kölliker: Entwicklungsgeschichte. 2. Aufl.
12) Balbiani: Leçons sur la génération des vertébrés. Paris 1879.
13) Balfour: On the structure and the developement of the vertebrate ovary. Quart. Journ. of micr. science. 1878.
14) Rouget: Récherches sur le dévelopement des oeufs et de l'ovaire chez les mammifères après la naissance. Comptes rendus. 20. Janv. 1879.
15) Foulis: The developement of the ova and the other structure of the ovary in Man and the other mammalia. Journal of Anatomy and Physiol. Vol. XIII.
16) K. Schulin: Zur Morphologie des Ovariums. Arch. f. mikr. Anat. Bd. XIX. 1881.
17) Creighton: On the formation of the placenta in the Guinea pig; Journ. of anat. and physiol. 1878.
18) L. Born: Ueber die Entwicklung des Eierstocks des Pferdes. Reichert's und du Bois-Reymond's Arch. f. Anat. u. Physiol. 1874.
19) Mac Leod: Contribution à l'étude de la structure de la l'ovaire des mammifères. Arch. de Biologie. Tome I.
20) Van Beneden, Ed.: Contribution à la connaissance de l'ovaire des mammifères. Arch. de Biol. Tome I.
21) Max Braun: Das Urogenitalsystem der einheimischen Reptilien. Arbeiten aus dem zool.-zoot. Institut in Würzburg. Bd. IV. 1877.
22) Weber, E. H.: Meckel's Arch. 1825. p. 105.
23) Frank, Ludwig: Handbuch d. Anatomie d. Hausthiere. Stuttgart 1871.
24) Leisering: Gurlt's Handbuch der vergleichenden Anatomie der Haussäugethiere. Neu bearbeitet von Leisering u. Müller. Berlin 1873.
25) Grohe: Virchows Archiv. Bd. XXVI. 1863.
26) Hubert Ludwig: Ueber die Eibildung im Thierreiche. Preisschrift. Würzburg 1874.

(Aus dem anatomischen Institute zu Strassburg i. E.)

Beitrag zur Kenntniss der Nervenendigungen im Herzen.

Von

Dr. **Th. v. Openchowski**
aus Kiew.

Hierzu Tafel XVI.

Wir haben uns für die nachfolgende Mittheilung die Aufgabe gestellt, zu erforschen, ob das Herz, entsprechend seinen ihm eigenthümlichen Functionen, auch eine ihm eigenthümliche Endigungsweise seiner Nerven besitzt, oder ob diese letztern auf dieselbe Weise wie in den übrigen Muskeln des Körpers endigen.

Unsere Aufmerksamkeit wurde um so mehr auf diesen Gegenstand gelenkt, als in jüngster Zeit durch Vervollkommnung der mikroskopischen Technik weitgehende Funde über die Nervenendigungen in den glatten sowie in den quergestreiften Muskelfasern gemacht worden sind.

Was zunächst die Muskelelemente des Herzens selbst betrifft, so muss ich mich für Kaninchen, Meerschweinchen, weisse Mäuse, Frösche, Salamander und Eidechsen den bekannten Angaben von Eberth und Schweigger-Seidel anschliessen, wozu ich bemerke, dass ich im Gegensatze zu Krause, Flögel und Winkler, und in Uebereinstimmung mit Schweigger-Seidel u. A. ein Sarkolemma nicht wahrnehmen konnte.

Wie bekannt, unterscheidet man an dem nervösen Apparate des Herzens: Ganglien, Vaguszweige und sympathische Fasern. Die Angaben Remak's, dass im Kalbsherzen Ganglien vorhanden seien, wurden durch die eingehenderen Arbeiten von R. Lee, Cloetta, Schweigger-Seidel und Schklarewsky (an Vögeln) im wesentlichen bestätigt und näher begründet.

Beim Frosch waren es zuerst Ludwig, dann Rosenberger,

Eckhard und Bidder, welche die Existenz und die Lage der Ganglien genauer festgestellt haben. Nachdem die Existenz der Ganglien überhaupt constatirt war, richteten sich die Forschungen naturgemäss auf den Ort, wo sich bei den verschiedenen Thierarten diese Ganglien befinden, und auf den feineren Bau der lezteren.

Im Allgemeinen stimmen die Autoren in ihren Angaben bezüglich der Lage der Ganglien überein. Die neuesten Untersuchungen hierüber gehören Dogiel, Ranvier und seinem Schüler Vignal an. C. Friedländer und Dogiel haben bei Fröschen auch im Herzventrikel Ganglienzellen aufgefunden; Friedländer's Angaben lauteten bezüglich der Lagerung und des Zusammenhanges der Ganglienzellen mit den Nervenfasern noch unbestimmt, während wir nunmehr neuerdings durch Dogiel, s. dieses Arch. Bd. XXI p. 21, sehr präcise Daten darüber erhalten haben. In Vignals umfassender Arbeit finden wir eine eingehende Darstellung der Lage der Herzganglien bei allen Vertebraten, namentlich auch beim Menschen.

In Bezug auf den zweiten Punkt, (Bau der Ganglien) war das schwierigste Problem das, ob die Ganglien nur einen oder zwei Fortsätze besitzen und in welcher Weise sie mit den von aussen in das Herz eintretenden Nerven in Verbindung stehen. Indem man das Vorhandensein des einen Fortsatzes allgemein als erwiesen erachtet, theilen sich die Meinungen über die Existenz eines zweiten (spiralen) heute noch in zwei Lager.

So wichtig diese Frage für die Theorie der Herzbewegungen ist, ebenso schwierig ist die Lösung derselben.

Während Arnold, Bidder, Beale, später Friedländer, Gerlach[1]), Ranvier und Vignal, den spiralen Fortsatz beschreiben und damit bipolare Ganglienzellen annehmen, läugnen andere Forscher, wie Kölliker, Frey, Krause, Rawitz, Retzius, Dogiel, Szentkirályi und Klug diese Fortsätze, indem sie nur unipolare, selten auch bipolare (Klug) Zellen gefunden zu haben angeben.

Was den Zusammenhang der Ganglienzellen mit den Nerven-

1) Gerlach nimmt (bei Fröschen) noch multipolare Zellen an, eine Angabe, die von anderen Autoren nicht bestätigt wird. Vielleicht sind dieses die von Ranvier beschriebenen Zellen von sehr unbestimmtem, complicirtem Bau.



fasern anlangt, so gehen die Angaben Ranviers und Vignals am weitesten. Bekannt ist, dass Kölliker (1862) zuerst eine bestimmte Meinung bezüglich des in Rede stehenden Zusammenhanges für das Froschherz aufgestellt hatte und zwar dahin lautend, dass die Herzganglienzellen sämmtlich unipolar seien und dass die eintretenden Vagusfasern keinen Zusammenhang mit diesen Ganglienzellen hätten. Diesen beiden Puncten wurde später durch Beale widersprochen. Ranvier und Vignal stehen mehr auf Beale's Seite.

Thatsächlich stellten Letztere hin: 1) Dass die Ganglienzellen an den venösen Sinus, sowie an der Vorhofsscheidewand des Froschherzens (Ludwig'sche Ganglien) mit Beale'schen Spiralfasern ausgestattet seien. 2) Dass dagegen in den an der Kammerbasis gelegenen, sogenannten Bidder'schen Ganglien einfache, in den Verlauf der Nervenfasern eingeschaltete, sog. bipolare spindelförmige Ganglienzellen ohne Spiralfaser überwiegen. (Vergl. Ranvier: Leçons d'anatomie générale faites au Collège de France. Année 1877—78. Appareils nerveux terminaux des muscles de la vie organique etc. Paris 1880, VII. et VIII. leçon. — Ferner: Traité technique d'histologie Livr. VI. p. 842 seqq. — Ferner Vignal: Recherches sur l'appareil ganglionnaire du coeur des vertébrés, Arch. de physiol. norm. et pathol. par Brown-Séquard etc., T. VIII. 2 Sér. 1881. p. 704 seqq.)

Beim Kaninchen fanden beide genannten Autoren zwei Arten von Zellen; die einen führen zwei Kerne, die anderen nur einen. Die zweikernigen Zellen haben eine durchschnittliche Grösse von 48 μ, sind multipolar und gleichen den Zellen, welche man in den sympathischen Ganglien des Kaninchens findet; die einkernigen sind unipolar, messen ca. 28 μ und gleichen den Zellen der Spinalganglien. Die zweikernigen Zellen überwiegen beim Herzen in den Vorhöfen (an den Mündungen der Venae pulmonales), die einkernigen in den Ganglien der Kammerbasis. Auch bei Galeus canis vermochte Vignal, s. l. c., Anm. zu pag. 934, eine ähnliche Disposition zwei- und einkerniger Zellen zu constatiren.

Hypothetisch nehmen Ranvier und Vignal an, dass die Spiralfaser eine nervöse Faser sei und dass dieselbe dazu diene, eine anatomische Verbindung zwischen den einzelnen Ganglienzellen herzustellen, während die geraden Fortsätze der Zellen sich nach Art von T-Fasern (Ranvier) mit den von aussen in das Herz eingetretenen Nervenfasern in Verbindung setzten.

Den Spiralfaserzellen, bezw. den sympathischen Zellen des Kaninchens, werden, gestützt auf die Ergebnisse der Experimente und mit Rücksicht auf die Lagerung derselben, die automatischen, excitomotorischen und zugleich die hemmenden Leistungen zugeschrieben, letztere aber in besonderer Weise erklärt. Die bipolaren eingeschalteten Zellen des Frosches, bezw. die cerebrospinal geformten des Kaninchens, sollen dagegen als Reiz-Accumulatoren, ähnlich etwa electrischen Accumulatoren, wirken. (Vergl. Ranvier, Traité technique, l. c. Anm. zu pag. 845 seqq.)

Was die übrigen Thierordnungen anlangt, welche Vignal der ganzen Reihe nach untersucht hat, so werden ähnliche Verhältnisse vermuthet, jedoch liessen sich nicht in so bestimmter Weise zweierlei verschiedene Ganglienzellen demonstriren.

Die über die Verbindung zwischen Herznerven und Herzmuskeln vorgebrachten Thatsachen und Ansichten lassen sich in Kürze, wie folgt, resümiren:

Kölliker, Gewebelehre, 5. Aufl. p. 581, giebt nach seinen bereits 1862 publicirten Untersuchungen an, dass die Nervenenden im Herzfleische die grösste Uebereinstimmung mit den Nervenenden in den quergestreiften Muskeln der Frösche hätten. Demnach sollen sie, wie in diesen letzteren, mit freien, spitz auslaufenden Enden, an den Muskelfasern dicht anliegend, aufhören. Da Kölliker an den Herzmuskelfasern ein Sarkolemma anzunehmen scheint, s. l. c. p. 576, so würden, nach dem von ihm für die Skeletmuskeln des Frosches Vorgebrachten, cf. l. c. p. 171, diese freien Terminalausläufer wahrscheinlich ausserhalb des Sarcolemmas bleiben. Doch sind Köllikers Aeusserungen über diesen Punkt unentschieden. Die Zahl der Nervenenden soll nach Kölliker geringer sein, als die der einzelnen Muskelfaserzellen, so dass nicht jede Muskelfaserzelle eine Endigung erhielte.

Nicht viel anders lauten die Angaben von Schweigger-Seidel (Stricker's Handbuch), während Langerhans[1]) an Isolationspräparaten nachwies, dass sowohl bei den Amphibien, wie auch bei Säugern Herzmuskelzellen gewonnen werden können, die mit feinen Fortsätzen verschmolzen erscheinen, welche letztere ganz und gar feinsten blassen, marklosen Nervenfasern gleichen.

1) Langerhans, P., zur Histologie des Herzens. Virchows Archiv. 1873. p. 65.

Demnach wäre anzunehmen, dass die Nervensubstanz eine innige Verbindung mit der Muskelsubstanz eingehe, und nicht bloss ein freies Auslaufen in spitze Enden vorliege. Jedoch hat, wie bei der Art der Präparation selbstverständlich ist, der positive Nachweis nicht geführt werden können, dass die fraglichen feinen Fortsätze wirklich Nervenfasern waren.

Leo Gerlach, Ueber die Nervenendigungen in der Muskulatur des Froschherzens, Virchows Archiv, 66. Bd., 1876, p. 187, geht näher auf die Vertheilung der Nerven im Froschherzen ein. Er unterscheidet drei successive aufeinander folgende Nervennetze: den Grundplexus, das perimuskuläre und das intramuskuläre Netz. Letzteres geht aus dem perimuskulären, dieses aus dem Grundplexus hervor. Der Grundplexus setzt sich noch aus feineren und stärkeren Nervenstämmchen zusammen und enthält die Ganglienzellen. Das perimuskuläre Netz umspinnt die einzelnen Muskelbündel und besteht aus feineren Fasern, denen Kerne angelagert sind. Das intramuskuläre Netz endlich setzt sich aus Nervenfibrillen zusammen, welche im Inneren der Muskelbündel zwischen den einzelnen dasselbe constituirenden Muskelzellen verlaufen. Gerlach gelang es nun ferner die Angaben von Langerhans zu bestätigen, dass die feinsten Nervenfibrillen auch mit den Muskelzellen selbst zusammenhängen, und dahin zu erweitern, dass sie — es wurde dies freilich nur in wenigen Fällen constatirt — auch in das Innere der Muskelzellen eindringen. (Intracelluläre Fasern.) Gerlach lässt es aber wiederum unentschieden, wie nun das letzte Ende dieser Fasern beschaffen sei, und ob damit die allgemeine Endigungsform der Herzmuskelnerven gegeben sei. Treten die intracellulären Nerven wieder aus den Zellen heraus, um wieder in das intermuskuläre Netz überzugehen, haben wir es also im Herzmuskel mit einem veritablen motorischen Endnetze zu thun, oder enden die intracellulären Fäserchen innerhalb der Muskelzellen und wie? das sind Fragen, welche unentschieden bleiben.

Nach Ranvier's Erfahrung, welche er in präcisester Fassung in der jüngsten Lieferung seines Traité technique (Livr. VI. 1882) mitgetheilt hat, käme es wirklich im Froschherzen auf ein solches Endnetz hinaus. Er sah an zahlreichen isolirten Muskelzellen feine gerade verlaufende Fäden mitten durch die Zelle hindurchziehen, sah dann, wie Langerhans und Gerlach, mehrfach

Nervenfäden von aussen an Muskelzellen herantreten und mit ihnen verschmelzen und vermochte ein feines mit und in den Muskelbälkchen hinziehendes Nervennetz darzustellen. Er zieht aus diesen Befunden den Schluss, dass in letzter Instanz die Muskelzellen auf die Nervenfibrillen aufgereiht seien, wie die Kügelchen eines Rosenkranzes auf den sie tragenden Faden. Von einer distincten abgeschlossenen Endigung einer Nervenfibrille in einer Muskelzelle wird nichts berichtet.

Der Einzige, welcher von einer Endigung dieser Art spricht, ist W. Krause, der in seiner Anatomie des Kaninchens kurz angiebt, beim Kaninchen endigten die Herznerven an den Muskelfasern mit motorischen Endplatten, und diese Angabe in seiner „Allgemeinen Anatomie", Hannover 1876, p. 303, mit dem Zusatze wiederholt, es handele sich um Endplatten von weidenblattähnlicher Gestalt. (Die dort mitgetheilte Abbildung dürfte Verfasser selbst wohl nicht als eine für seine Annahme viel beweisende ansehen wollen.) — Da man bei L. Gerlach, Ranvier, Vignal und Dogiel, sowie auch bei Klug (Arch. von His und Braune 1881) eingehende Citate über die betreffende Literatur findet, so glaubte ich hier von einer Wiederholung derselben absehen zu können.

II.

Nach diesem kurzen Ueberblicke der Standes der uns beschäftigenden Frage lasse ich die Darstellung der eigenen Untersuchungen folgen: Es wurden die Herzen vom Frosch, der Eidechse, eines Triton (spec.), ferner von Meerschweinchen, Kaninchen, weissen Mäusen und ausserdem Kinderherzen untersucht. Als Färbemittel diente Goldchlorid.

Die Resultate der verschiedenen Verfahrungsarten waren lange Zeit ungünstige. Die besten Präparate erhielt ich später von Stücken, welche nach der Goldbehandlung mehrere Wochen in Glycerin an einem dunklen Orte aufbewahrt worden waren. Meine Goldbehandlung war nachstehende:

Ein frisch ausgeschnittenes Herz wird in sehr kleine Stücke zerlegt und die Vorhöfe, das Septum, die Wand der Ventrikel, die Grenze der Ventrikel und Vorhöfe, um Verwechslungen zu vermeiden, in verschiedene Gefässe gebracht. Diese Stücke werden zuerst in frisch filtrirten Citronensaft (Ranvier) getaucht, bis sie blass und transparent werden, wozu es 2—5 Minuten bedarf. Dann

wäscht man sie mit destillirtem Wasser und legt sie in eine Goldchloridlösung von 1:3000 aq., in der sie 6—12 Stunden am Lichte verweilen müssen. Ich muss hier bemerken, dass meine Zeichnungen von derartig behandelten Präparaten herstammen, aber ich habe auch gute Bilder von solchen Stücken bekommen, die in einprozentiger Lösung eine halbe Stunde gelegen hatten, ferner von solchem Material, welches sich in Lösungen von verschiedenem Procentgehalt an einem dunklen Orte gefärbt hatte. Wie man sieht, sind wir bis jetzt nicht dazu gelangt, die Bedingungen zu erkennen, unter welchen die Goldreaction constant gelingt. [Prof. Ranvier, gewiss in dieser Technik einer der erfahrensten Forscher, hat mir gelegentlich mitgetheilt, dass es ihm für die Cornea gelungen sei, nach beliebiger Zeitdauer nur Nervenendigungen oder nur Gefässe oder nur Zellen zu färben; doch sagt er, dass es ihm zwar in den meisten, aber nicht in allen Fällen glücke].

Waren die auf eine der oben beschriebenen Weisen gefärbten Stücke hellgelb geworden, so wusch ich sie in destillirtem Wasser und stellte sie in fünfprozentiger Ameisensäure an einen dunkeln Ort für 12—15 Stunden, bis eine rosaviolette Färbung eingetreten war. Zeigt sich diese nicht, so ist keine Hoffnung mehr vorhanden, gute Präparate von den betreffenden Stücken zu bekommen. — Die rosaviolett gefärbten Stücke müssen in einer Mischung von vier Theilen Glycerin und einem Theil fünfprozentiger Ameisensäure an einem dunkeln Orte einige Wochen aufbewahrt werden. Dieser Umstand scheint die Reaction zu befördern, die dabei eintretende allmähliche Maceration des Bindegewebes gestattet die Muskelbündel unter minimalem Drucke auf dem Deckglase von einander zu isoliren und macht jede Zerzupfung durch Instrumente überflüssig. Auf diesen letzteren Umstand hat bereits L. Bremer, der kurz vor mir in demselben Institute die Endigungen der Nerven in den quergestreiften Muskeln untersuchte, mit Recht hingewiesen. (S. dieses Archiv Bd. 21.) Es scheint, dass dieses Verfahren die Details der Präparate mehr zu schonen geeignet ist, als die best ausgeführte Zerzupfung. Wenden wir uns zur Beschreibung der so gewonnenen Objecte.

Obgleich ich mich mit den Ganglien nicht speciell beschäftigte, bemerke ich, dass ich doch an ca. hundert Goldpräparaten und gelegentlich auch an mit Osmium und Carmin behandelten Stücken meist nur unipolare Ganglienzellen gesehen habe. Ich

beobachtete auch Ganglienzellen, welche einen spiralen Fortsatz zu besitzen schienen; doch kam ich zu keiner bestimmten Ueberzeugung über die etwaige nervöse Natur dieses Fortsatzes.

An der Grenze der Ventrikel und der Vorhöfe findet man hie und da Ganglienzellen mit Fortsätzen, welche in die Ventrikel hineintreten. In den 3. unteren Vierteln des Ventrikels konnte ich keine Ganglienzellen mehr beobachten.

An den Herzen des Frosches, des Triton und der Eidechse unterscheide ich:

1) Einen Grundplexus (L. Gerlach), der aus grossmaschigen Nervenverflechtungen besteht, wie Fig. 1 und 2 zeigen. Dieses Flechtwerk setzt sich aus marklosen Nerven zusammen, welche in den Knotenpunkten grosse Anhäufungen einer protoplasmaähnlichen Masse besitzen. Diese letztern kann man nicht für Zellen erklären, da man einen Kern nicht zu sehen bekommt. An Osmiumpräparaten sieht man bis zu den Maschen dieses Plexus markhaltige Fasern verlaufen (L. Gerlach, Klug). Der Grundplexus findet sich in den Vorhöfen und in den Ventrikeln, namentlich auch in deren Spitzen. (Fig. 3 ist der Spitze eines Eidechsenherzens entnommen.) Die markhaltigen Fasern gelangen, indem sie allmählich marklos werden, in das Flechtwerk des Grundplexus. Die Grenze im Allgemeinen zu bestimmen, an welcher die markhaltigen Fasern aufhören, eine Markscheide zu besitzen, ist aus leicht verständlichen Gründen schwer möglich. Eine Nervenfaser finden wir bereits marklos geworden, wenn eine andere, welche mit ihr zusammen verläuft, ihre Markscheide noch eine lange Strecke weiter behält.

2) Von dem Grundplexus gehen feine Nervenfäden zu den Muskelbündeln, mit welchen sie entweder parallel, wie es Fig. 1a zeigt, verlaufen, oder senkrecht zu ihnen stehen, wie es in Fig. 4 (Vorhof des Froschherzens) zu sehen ist. Die abgehenden Fasern sind entweder sehr lang, so dass man dieselben durch mehrere Gesichtsfelder verfolgen kann (Ranvier), oder sie verlaufen nur eine kurze Strecke, bis sie sich mit den Muskelzellen verbinden. (Fig. 3, Eidechsen-Ventrikel.) Diese Fasern entsprechen also dem perimuskulären Netze L. Gerlachs. Da ich jedoch jene Netze mit breiten Maschen für den Grundplexus halte und keine Anastomosen zwischen den vom Grundplexus zu den Muskelbündeln verlaufenden Fasern angetroffen habe, so glaube ich ein besonderes perimuskuläres Netz nicht aufstellen zu sollen. Da ferner diese

Fasern in die letzten Endigungen an den Muskelzellen selbst übergehen, so mögen dieselben als „Endfasern" bezeichnet werden. Die Netze, welche L. Gerlach und Klug als perimusculäre mit kleinen Maschen bezeichneten, sind meiner Meinung nach nur die Maschen des Grundplexus, welche je nach den anatomischen Verhältnissen der Musculatur bald enger, bald weiter erscheinen müssen.

Ranvier scheint ebenfalls die perimusculären Netze nicht anzuerkennen, da er nur von einem Grundplexus und den mit den Muskelbündeln verlaufenden langen Fasern spricht.

Ich habe oft von dem allerseits anerkannten Grundplexus ausgehende Fasern gesehen, welche direkt zwischen den Muskelzellen zu Endfasern auslaufen. (Fig. 3, Obj. 8, Bd. 3: Hartnack, Eidechsenventrikel.)

3) Verfolgt man die von mir sogenannten Endfasern bis zu den Muskelzellen selbst, so sieht man, dass die Nerven immer feiner werden, und erst, wenn sie sich an die Muskelzellen anlegen, bemerkt man an den ersteren kleine, jedoch deutliche Anschwellungen, welche sich unmittelbar an der betreffenden Muskelzelle befinden. Diese Anschwellungen, welche wir wohl als „Endknötchen" bezeichnen können, sitzen regelmässig an einem Nervenzweige, sind klein und scheinen mit der isotropen Substanz der Muskelzellen in Verbindung zu stehen.

Diese Endigungen haben es nur mit der quergestreiften Substanz der Muskelzelle zu thun, da man sieht, dass die Fasern stets am Kern vorbei laufen, entweder parallel seiner Längsaxe, oder letztere überkreuzend (Fig. 2, 3, 5). Oft sieht man (Fig. 1 und 4), dass der Nerv, nachdem er an der Muskelzelle die Anschwellung zeigte, in Gestalt einer feinsten blassen Faser weiter geht. Fig. 5 ist bemerkenswerth durch die Deutlichkeit und Grösse der Anschwellung, die sich dicht an dem Kerne befindet. Das Bild erinnert ganz an die von Langerhans u. A. beschriebenen Muskelzellen mit nervösem Fortsatze. Es sei bemerkt, dass bei der Eidechse überhaupt die Endanschwellungen grösser sind als beim Frosche und Triton.

(Alles oben über den Frosch gesagte gilt auch vom Triton.)

Vergleicht man unsere Bilder mit den Beschreibungen und Abbildungen, welche Löwit und Ranvier für die Harnblase des Frosches und für die glatte Musculatur des Blutegeldarmes geben, so ist die Aehnlichkeit ersichtlich. Bei beiden Objecten finden

sich hie und da kleine Abzweigungen, welche von den Nervenfasern eines Grundplexus bis zur Muskelzelle gehen, und dort enden. Es wird also der Satz von Ranvier (Leçons d'anatomie générale, année 1877—1878, Paris 1880 p. 463), dass alle organischen Muskeln, welche sich „dehors de volonté directe" befinden, einen mit Ganglien ausgestatteten Grundplexus besitzen, mögen sie quergestreift sein oder nicht, auch für das Herz volle Gültigkeit haben. Ausserdem aber möchte ich die Aehnlichkeit der eigentlichen Nervenendigung im Herzen selbst mit der an den glatten Muskelfasern vorfindlichen hervorheben. Das, was Ranvier bei den glatten Muskeln als „tache motrice" beschrieben hat, glaube ich in den von mir hier geschilderten kleinen terminalen Anschwellungen der Endfasern an den Muskelzellen des Herzens, den „Endknötchen", wiederzufinden. Ich bemerke hierzu, dass nach den Mittheilungen L. Bremers, s. dieses Archiv Bd. 21, sich auch in gewissen quergestreiften Muskeln, wie z. B. in denen der Zunge, Endigungsformen finden, welche offenbar Uebergänge zwischen den grossen Endplatten der Skeletmuskeln und den „taches motrices" Ranviers darstellen. Die Nervenendigung im Herzen würde sich demnach im Principe den übrigen bekannten Muskelnervenendigungen vollkommen einreihen lassen und keine auffallenden Besonderheiten, wie sie durch Gerlachs und Ranviers durchbohrende Nervenfäden gegeben wären, aufweisen. — Ob W. Krause mit seiner Angabe von der Endigung der Herznerven mit motorischen Endplatten beim Kaninchen dasselbe gemeint hat, was meiner Beschreibung zu Grunde liegt, kann ich bei der kurzen Fassung der betreffenden Notiz nicht entscheiden. Was die oben erwähnten von den Endknötchen weitergehenden Fädchen anlangt, so würde das auch nichts Eigenthümliches darstellen, indem wir besonders durch die Untersuchungen L. Bremer's kennen gelernt haben, dass sich ganz ähnliche Verhältnisse bei den Skeletmuskeln, und namentlich bei den Zungenmuskeln finden. Die von den Endplatten abgehenden Fäden enden dann an benachbarten Muskelfasern und wird man für das Herz dasselbe annehmen dürfen.

Fassen wir nunmehr das Beschriebene kurz zusammen, so sind wir zu folgenden Resultaten gelangt:

1. Im Herzen des Frosches, der Eidechse und des Triton

befinden sich äusserst reichliche Nervenverzweigungen, und kein Theil der Muskulatur ist von ihnen frei.

2. Die Myelinfasern der NN. Vagi gelangen bis zu dem von L. Gerlach beschriebenen Grundplexus, verlieren hierselbst in verschiedener Höhe ihr Mark und gesellen sich zu den Remak'schen Fasern, ohne mit denselben zu anastomosiren.

3. Ein perimuskuläres Netz der Autoren ist nicht als besondere Bildung aufrecht zu erhalten.

4. Vom Grundplexus gehen terminale Fasern direkt zu den Muskelzellen, wo sie mit Anschwellungen, Endknötchen, welche den „taches motrices" Ranvier's entsprechen, endigen.

5. Jede Zelle erhält eine Endigung, und können sonach die Angaben Th. W. Engelmann's, Foster's und Dew-Smith's schwerlich aufrecht erhalten werden. Der Kern der Zelle hat nichts mit den Nervenenden zu thun.

6. Die Muskulatur des Herzens lässt sich also bezüglich ihrer Innervation als eine glatte Muskulatur betrachten[1]).

Vorliegender Aufsatz war bereits abgeschlossen, als mir im Laboratorium des Collège de France eine russische Abhandlung von Dogiel zu Gesicht kam (Neue Untersuchungen über die Innervation des Herzens, mit 12 Tafeln, Abdruck aus den Nachrichten der Kais. Gesellschaft von Freunden der Naturforschung zu Moskau, 1881). In Folge meiner langen Abwesenheit von Russland war mir dieselbe entgangen. Der Verfasser erkennt keinen Unterschied zwischen Muskulatur und Nerven des Herzens im Vergleiche mit denen anderer Organe an. Auch er spricht sich durchaus gegen Engelmann's Theorie aus.

1) Schon Gerlach hat sich in diesem Sinne ausgesprochen und hält die Streifung der Herzmuskelfasern für eine Folge ihrer permanenten Thätigkeit.

Erklärung der Figuren auf Tafel XVI.

Fig. 1. Grundplexus und drei Endfasern; von zweien gehen feine Fädchen weiter. Taches motrices an den Muskelfasern; kernähnliche Anschwellungen an den Fasern des Grundplexus. Vorhofsscheidewand von Rana temporaria. Hartnack, Syst. VIII. Oc. III.

Fig. 2. Grundplexus und Endfasern mit taches motrices. Ventrikel von Rana temporaria. Hartnack, Immers. Syst. X. Oc. III.

Fig. 3. Grundplexus mit Endfasern und Endknöpfchen. Spitze des Herzventrikels von Lacerta viridis. Immers. Syst. X. Oc. III.

Fig, 4. Vorhof von Rana temporaria, Endfasern mit Endknöpfchen; feine weitergehende Fasern. Dieselbe Vergr. wie Fig. 3.

Fig. 5. Von der Ventrikelscheidewand einer Lacerta viridis, grosses Endknöpfchen im Profil neben einem Muskelkerne. Dieselbe Vergr.

Fig. 6. Muskelfaser aus der Ventrikelwand von Rana temporaria. Nervenendigung. Dieselbe Vergr.

(Aus dem histiologischen Laboratorium von Prof. C. Arnstein in Kasan.)

Die Retina der Ganoiden.

Von

Alexander Dogiel.

Hierzu Tafel XVII, XVIII, XIX.

Die Retina der Knorpelfische und speziell der Ganoiden ist wenig untersucht. Die umfangreiche Literatur über die Retina verschiedener Thiere weist nur einige wenige Abhandlungen auf, die sich auf die Ganoiden beziehen. W. Bowman (1849) war, so viel ich weiss, der erste, welcher den Acipenser Gueldenstaedti in dieser Richtung untersuchte, doch haben seine Angaben, wegen des damaligen Standes der Histiologie, nur historisches Interesse. Es folgen dann die Mittheilungen von Leydig (1853). Aus der

neueren Zeit besitzen wir eine kurze aber werthvolle Mittheilung von M. Schultze (1872), in welcher er die interessante Thatsache feststellt, dass die Retina der Ganoiden wegen der Structur der Stäbchen- und äusseren Körnerschicht der Retina der Amphibien und Reptilien näher steht, als der der Knochenfische.

Die letzte einschlägige Arbeit gehört W. Salensky (1880), der bei Gelegenheit seiner Studien über die Entwicklung der Ganoiden auch die Structur der Retina kurz berücksichtigt.

Die wenigen auf die Retina der Ganoiden bezüglichen literarischen Data bewogen mich diesen Gegenstand eingehend zu untersuchen, um so mehr, als das Material wegen der Nähe der Wolga leicht zu beschaffen war. Meine Untersuchungen beziehen sich hauptsächlich auf den Sterlet, Acipenser ruthenus L., dann auf den Acipenser Gueldenstaedti und in letzter Zeit hatte ich Gelegenheit durch die Liebenswürdigkeit des hiesigen Custos des zoologischen Museums, E. Pelzam, einige Exemplare des Ac. Huso L. zu untersuchen.

G. Retzius sagt in seinen „Beiträgen zur Kenntniss der inneren Schichten der Netzhaut des Auges", dass der Zielpunct einer jeden Untersuchung der Retina die Endigungen des Sehnerven bilde. Desswegen sind hauptsächlich und besonders eingehend diejenigen Schichten der Retina untersucht worden, in denen man diese Nervenendigungen voraussetzte. Trotz der grossen Anzahl von Untersuchungen, an denen sich die berühmtesten Histiologen, mit H. Müller und Max Schultze an der Spitze, betheiligten, ist die Frage über die Nervenendigungen in der Retina nicht endgültig entschieden. Auch gegenwärtig gilt noch der Satz von Henle[1]): „Hier aber bleibt eine Lücke, welche die Beobachtung noch nicht ausgefüllt hat." Die Zielpuncte meiner Untersuchungen bezogen sich hauptsächlich auf den Verlauf und die Endigungen der nervösen Elemente, doch habe ich auch das Stützgewebe eingehend untersucht, um womöglich ein einheitliches Bild vorzuführen.

Die Grösse der Retina-Elemente bei den Ganoiden sowie einige Eigenthümlichkeiten des Baues sind für das Studium der Retina dieser Fische günstige Bedingungen; wie weit ich sie ausgenützt habe, möge der Leser beurtheilen, was ich letzterem vorlege, ist die Frucht fast zweijähriger ununterbrochener Arbeit.

1) Eingeweidelehre. 1875. p. 695.

Topographie.

Die gegenwärtig gangbare Eintheilung der Retina in einzelne Schichten stammt von H. Müller (1857). Dieser um die Histiologie der Retina so verdiente Forscher hat zuerst eine genaue Beschreibung der Retinaschichten gegeben und ihnen besondere Namen beigelegt. Seither haben sich unsere Kenntnisse der Retinastructur vielfach vertieft. Es sind andere Eintheilungen auf histiogenetischer (Henle) und vergleichend embryologischer (Wilh. Müller) Basis versucht worden. Man hat sich bemüht die Natur der Gewebe, die in die Structur der einzelnen Schichten eingehen, genauer festzustellen. Es hat sich dabei ergeben, dass Stützgewebe und Nervengewebe in der Retina so durch einander geflochten sind, dass die auf dem Querschnitt sichtbare Schichtung nur als Ausdruck einer mehr äusseren anatomischen Architektonik gelten kann. Rein histiologische oder physiologische Gesichtspuncte können dabei nicht festgehalten werden. Aber aus rein practischen Gründen kann man sich einer Eintheilung in Schichten nicht entschlagen, bei der Beschreibung des complicirten Baues der Retina wird man immer zu einer Eintheilung in Schichten greifen müssen und da in jeder Schicht verschiedene Elemente vertreten sind, so wird man die Bezeichnungen nach den prävalirenden oder wichtigeren Elementen wählen müssen. Demgemäss unterscheiden wir an der Netzhaut der Ganoiden folgende Schichten:

1) Pigmentschicht.
2) Schicht der Stäbchen und Zapfen. } Sehzellen Wilh. Müller.
3) Körnerschicht. }
4) Membrana limitans externa.
5) Aeussere subepitheliale gangliöse Schicht.
6) Schicht der Nervenansätze.
7) Schicht der sternförmigen Zellen.
8) Mittlere gangliöse Schicht.
9) Schicht des Neurospongium.
10) Innere gangliöse Schicht.
11) Nervenfaserschicht.
12) Membrana limitans interna.

In den aufgezählten Schichten sind epithelialer Natur die Pigmentzellen, die Stäbchen und Zapfen mit ihren Kernen (Körnerschicht) und Füssen. Nervös erscheinen die Schicht der Nervenansätze, die drei gangliösen Schichten und die Nervenfaserschicht. Alles übrige, d. h. die radialen Fasern H. Müllers mit ihren

beiden membranae limitantes, die sternförmigen Zellen und das Neurospongium gehören dem Stützgewebe an.

Die einzelnen Schichten werde ich in der Reihenfolge beschreiben, wie sie auf Querschnitten der Retina erscheinen. Bei der Beschreibung der ersten zwei Schichten (Pigmentzellen, Stäbchen und Zapfen Fig. 1, $_1$, $_2$) werde ich mich nicht aufhalten, da sie auf Querschnitten nichts besonderes oder abweichendes bieten. Die beiden äussersten Schichten bis zur Körnerschicht, messen 0,0875—0,1075 mm.

Die membrana limitans externa (Fig. 1, $_4$) erscheint auf Querschnitten als scharfe Linie, die aber nicht (wie es M. Schultze, Kölliker und Schwalbe behaupten) die Körnerschicht von den Stäbchen und Zapfen abgrenzt, sondern so gelagert ist, dass ein Theil der Körner nach aussen von ihr liegt. Die Körnerschicht (Fig. 1, $_3$) 0,0175—0,0225 mm breit, besteht aus 2 Reihen Kernen, wobei die Zapfenkerne immer nach aussen von der membrana limitans liegen, nur ein Drittel des Zapfenkernes liegt nach innen von ihr, so dass die membrana limitans externa fast an der Grenze zwischen den beiden Kernreihen liegt (Fig. 1).

Die darauf folgende Schicht habe ich äussere gangliöse Schicht (Fig. 1, $_5$) genannt, sie ist, soviel ich weiss, bis jetzt gar nicht beschrieben worden, weder bei Knorpelfischen noch bei anderen Wirbelthieren. Sie darf nicht verwechselt werden mit der äusseren gangliösen Schicht Henle's, die meiner mittleren gangliösen Schicht und der Schicht der inneren Körner anderer Autoren entspricht. Die von mir als äussere gangliöse bezeichnete Schicht liegt zwischen der Körnerschicht und der Schicht der Nervenansätze, und erscheint an Querschnitten als einzellige Lage, wobei die einzelnen Zellen mehr oder weniger auseinanderrücken. Die Lage dieser Nervenzellenschicht ist also subepithelial (subbacillar resp. subconal). Die gegen die Stäbchen und Zapfen gekehrte Fläche der Zelle ist gewöhnlich convex, die entgegengesetzte, der Schicht der Nervenansätze anliegende abgeflacht (Fig. 1, $_5$, $_6$). An feinen Schnitten überzeugt man sich, dass diese Nervenzellen in Räumen liegen, aus denen sie häufig herausfallen.

Die Schicht der Nervenansätze erscheint als dünne körnig erscheinende Lage. Ihrer äusseren Oberfläche liegen die ebenerwähnten subepithelialen Nervenzellen und die dreieckigen, kegelförmigen Enden der Sehzellenfortsätze an. An Präparaten,

die mit Osmium oder Chlorgold behandelt waren, erscheinen diese Kegel als schwarze oder dunkelviolette continuirlich aneinander gereihte Dreiecke (Fig. 1, $_6$).

Die Schicht der sternförmigen Zellen (Fig. 1, $_7$) ist 0,05—0,0625 mm breit und besteht aus grossen, kernhaltigen, fortsatzreichen, unter einander anastomosirenden Zellen, die in zwei Lagen derart angeordnet sind, dass die oberflächliche Lage den Nervenansätzen von innen anliegt, während die tiefer gelegenen Zellen fast dem Neurospongium aufsitzen. Zwischen den beiden durch Querbalken anastomosirenden Lagen bleibt ein breiter Raum übrig, in welchem eine punktförmig granulirte Masse liegt (Fig. 1, k), die an geronnene Lymphe erinnert, ausserdem findet man hier ovale grosse Kerne, die den sogenannten tangentialen Fulcrumzellen (W. Müller) angehören (Fig. 1, l). Diese Schicht wird von den Radialfasern H. Müllers (Fig 1 e) unter rechtem Winkel durchsetzt. Sie treten hier schärfer hervor, als in den angrenzenden Schichten und verlaufen als glatte gestreckte Bündel bis jenseits der Schicht der Nervenansätze, wo die benachbarten Bündel arcadenförmig in einander übergehen (Fig. 1 h). Die so entstandenen Arcaden oder Gewölbe kehren ihre Concavität gegen die Schicht der Nervenansätze. Verfolgt man die Bündel der Radialfasern nach innen, so stösst man auf leicht tingirbare Kerne, die zu Haufen zusammenliegen. Diese Kernhaufen gehören den Radialfasern, besitzen dreieckige Form und liegen alle in einem Niveau. Die Basis dieser Dreiecke liegt (Fig. 1 f) dem Neurospongium an. Die Spitze ist nach aussen gekehrt. Ausserdem findet man (Fig. 1 g_1 und g oben bei 5 u. 6) zerstreute Kerne an den Radialfasern oberflächlicher und tiefer in allen Schichten der Retina, soweit die Radialfasern reichen.

Die mittlere gangliöse Schicht (Fig. 1, $_8$) entspricht ihrer Lage nach der vorhergehenden und besteht aus Nervenzellen von mehr oder weniger ausgezogener Form, an feinen Schnitten fehlen gewöhnlich diese Zellen. Am leichtesten erhalten sich noch diejenigen von ihnen, welche den Radialfasern und der Schicht des Neurospongiums anliegen. Hier unterscheiden sich ihre Kerne von den Kernen der Stützfasern durch ihre runde Form und schwächere Affinität zu Farbstoffen, namentlich zu Carmin. An Zupfpräparaten sind diese Nervenzellen auch nicht leicht zu sehen, aus Gründen, die weiter unten ihre Erklärung finden.

Die Schicht des Neurospongium misst 0,3—0,0375 mm und scheint auf den ersten Blick aus kleinen, glänzenden Körnchen zu bestehen (Fig. 1 g), die sich jedoch, wie wir später sehen werden, als optische Durchschnitte feinster Fäden ausweisen. In diesem feinen Filze liegen zahlreiche Zellen von verschiedener Form und Grösse mit grossem Kern und Kernkörperchen, zahlreichen Fortsätzen und körnigem Protoplasma. Diese Nervenzellen liegen sowohl an der äusseren und inneren Grenze, als in der Tiefe des Neurospongium. Acipenser Huso besitzt sehr grosse Zellen, die fast die ganze Schicht des Neurospongium einnehmen.

Die innere gangliöse Schicht der Autoren ist als gesonderte Schicht bei den Ganoiden sehr schwach ausgebildet (Fig. $1,_{10}$). Auf Querschnitten sieht man zwischen dem Neurospongium und der Nervenfaserschicht eine einzellige Lage, die stellenweise discontinuirlich wird, die einzelnen Ganglienzellen rücken mehr oder weniger auseinander. Einige von ihnen sind so gelagert, dass ein Theil des Zellkörpers im Neurospongium liegt, der andere ausserhalb. Die Zellfortsätze sind häufig auf grösseren Strecken innerhalb des Neurospongium zu verfolgen. Es wären somit richtiger in die innere gangliöse Schicht auch die in dem Neurospongium liegenden Ganglienkörper einzubeziehen.

Die Nervenfaserschicht (Fig. $1,_{11}$) besteht aus myelinhaltigen Fasern verschiedener Dicke mit spärlichen eingestreuten Nervenzellen. Diese Schicht misst 0,01 mm.

Die Membrana limitans interna (Fig. $1,_{12}$) stellt eine scharfe doppelcontourirte Linie dar, die sich aus den bekannten trompetenförmig verbreiterten und sich gegenseitig berührenden Enden der Radialfasern zusammensetzt, von hier aus können die Bündel der Radialfasern leicht durch die Schicht des Neurospongiums und weiter verfolgt werden. Zwischen dieser Schicht und der Nervenfaserschicht stösst man häufig auf Ganglienzellen, die denen in den anderen Schichten ähneln.

Aus dieser Uebersicht der Retinaschichten bei den Ganoiden ist ersichtlich, dass die Ganglienzellen in der ganzen Dicke der Retina von der membrana limitans externa bis an die interna zerstreut sind. Dichter gedrängt sind sie gleich unterhalb der äusseren

Grenzmembran, wo sie subepithelial zum Theil zwischen den Fortsätzen (Füssen) der Sehzellen liegen; in den mittleren Schichten liegen sie spärlicher, um sich in und an dem Neurospongium wieder zu häufen. Wenn wir es demnach für nöthig gefunden haben, drei gangliöse Schichten zu unterscheiden, so geschah es nicht etwa, weil wir diese Schichten genau abgrenzen können, sondern um uns in Folgendem die Auseinandersetzung der Beziehungen zwischen den Ganglienzellen und den übrigen Bestandtheilen der Retina zu erleichtern. Die innere Körnerschicht der Autoren ist ganz in Wegfall gekommen. Sie fehlt bei den Ganoiden als distincte und continuirliche Schicht. An der entsprechenden Stelle liegen die oben erwähnten dreieckigen Kernanhäufungen, die den Bündeln der Radialfasern angehören. In einem Niveau mit ihnen liegen allerdings auch runde Kerne, die stellenweise die Continuität zwischen den benachbarten, dreieckigen Kernanhäufungen herstellen. Diese grossen, runden Kerne, die sich in Carmin viel schwächer färben, gehören aber den Ganglienzellen der mittleren gangliösen Schicht an, und wollte man aus allen diesen Kernen eine innere Körnerschicht bilden, so müsste man ganz heterogene Gebilde zusammenwerfen, ein Umstand, der das Verständniss nur erschweren und der Consequenz Abbruch thun würde. Eine innere Körnerschicht fehlt der Ganoidenretina, weil ihr die nervösen, bipolaren, mit varicösen Fibrillen zusammenhängenden Kerne fehlen. Letztere sind durch wohlcharacterisirte fortsatzreiche Nervenzellen ersetzt.

Bei der Beschreibung werde ich die Retina-Elemente in 3 Gruppen theilen, die sowohl in physiologischer, wie histiologischer Beziehung wohl characterisirt sind. I. Der katoptro-dioptrische Apparat. Hierher gehören: a) die Pigmentzellen und b) die Sehzellen mit ihren Kernen und Füssen. II. Der nervöse Apparat. Hierher gehören: a) die drei gangliösen Schichten, b) die Schicht der Nervenansätze und c) die Nervenfaserschicht. III. Der Stützapparat. Hierher gehören: a) die Radialfasern mit den beiden membranae limitantes, b) die doppelte Lage der sternförmigen Zellen und c) das Neurospongium.

I. Katoptro-dioptrischer Apparat.

Zu dem katoptro-dioptrischen Apparat gehören: 1) die Schicht der Pigmentzellen, 2) die Schicht der Sehzellen.

a) Die Pigmentschicht besteht bei den Ganoiden aus einer einzelligen Lage, die aber verhältnissmässig dick ist. Von der Fläche betrachtet zeigt sie 5—6 eckige Zellen, die eine sehr regelmässige Mosaik bilden. Das Protoplasma erscheint grobkörnig, der Kern rund oder oval mit einem oder mehreren Kernkörperchen. Betrachtet man die Zellen im Profil (oder an Querschnitten der Retina), so sieht man den Kern gewöhnlich in dem choroidalwärts gelegenen Theile der Zelle, hier fehlt das Pigment, doch findet man manchmal in dem körnigen Protoplasma einen grösseren oder mehrere kleinere Fetttropfeu, die sich in Osmium schwarz färben. Von der inneren Zellfläche schieben sich protoplasmatische pigmentirte Fortsätze zwischen die Aussenglieder der Stäbchen und Zapfen, ja sie bedecken sogar einen Theil der Innenglieder der Stäbchen und bilden eine Art Scheide für die Sehzellen. Das braune Pigment ist ausschliesslich in den Zellfortsätzen enthalten und zwar in Form von länglichen Krystallen, deren Längsdurchmesser perpendiculär zur Oberfläche der Retina liegt (Fig. 1 $_{1a}$).

b) Die Schicht der Sehzellen (W. Müller), Musivi'sche Schicht (Henle). Schicht der Stäbchen und Zapfen nebst äusserer Körnerschicht der übrigen Autoren.

Bowman (3) und Leydig (6), die zuerst die Retina der Ganoiden untersucht haben, unterschieden nur eine Art Sehzellen und nannten sie Stäbchen. Doch hat bereits H. Müller (8) Zweifel gegen die Stäbchennatur der von Bowman und Leydig beschriebenen Gebilde ausgesprochen, weil letztere Fetttropfen enthielten. Er sagt p. 27: „Es wäre indess das erste mir bekannte Beispiel, dass ein genuines Stäbchen mit einem solchen Tropfen versehen wäre.“ M. Schultze (18) hat 1872 die Retina eines Störs untersucht und constatirt, dass Stäbchen und Zapfen vorhanden sind. Er beschreibt sie (p. 193—4) folgendermaassen: „Die Schicht der percipirenden Elemente besteht aus Stäbchen und Zapfen, erstere an Zahl über letztere etwas überwiegend. Die Stäbchen sind kurz und dick, die Zapfen wenig kürzer als die Stäbchen. Von allen bisher bekannten Fischzapfen weichen die des Störs dadurch ab

dass sie am hinteren Ende des Innengliedes eine glänzende Fettkugel umschliessen, gerade so wie wir dies von den Zapfen gewisser Amphibien, Reptilien und aller bisher untersuchten Vögel kennen. Die Kugel ist farblos, ein besonderer lichtbrechender Körper von einem geringeren Lichtbrechungsvermögen umschliesst sie. Das Aussenglied der Zapfen ist kurz und zerfällt sehr schnell nach dem Tode in Plättchen. Resistenter wie immer sind die Aussenglieder der Stäbchen, von cylindrischer Gestalt. Ein sehr deutlicher Faserkorb umschliesst sie an der Basis, welcher am Innenglied haften bleibt, wenn das Aussenglied abfällt. Im Innengliede liegt ein plan-convexer Körper von vollständiger Durchsichtigkeit, welcher aber bald nach dem Tode körnig gerinnt." Salensky (29) unterscheidet beim Sterlet (Acipenser ruthenus) nur eine Art Sehzellen und nennt sie Stäbchen.

Ich unterscheide, wie M. Schultze Stäbchen und Zapfen oder breite und schmale Sehzellen (W. Müller). An jeder epithelialen Sehzelle ist ein Kern und ein Fuss zu unterscheiden. Der Fuss ist an seinem freien Ende mit einer kegelförmigen Verdickung versehen. Da eine genaue Beschreibung der Sehzellen der Ganoiden bis jetzt fehlt, so werde ich diese Gebilde ausführlich schildern.

Die Stäbchen (schmale Sehzellen) sind Cylinder, die in ihrem unteren Drittheile sich etwas verschmälern. In den centralen Theilen der Retina sind sie 0,075—0,105 mm lang, in dem peripherischen Theile 0,08—0,1. An jedem Stäbchen kann man ein Aussen- und ein Innenglied unterscheiden, deren Grenze schon in frischem Zustande durch eine scharfe Linie markirt ist. Hier brechen sie bei der Isolation leicht ab. Das Aussenglied ist cylindrisch, das freie äussere Ende ist abgerundet, das innere plan. Seine Länge ist im centralen Theile = 0,03—0,04 mm, an der Peripherie der Retina 0,03—0,0425; die Breite schwankt zwischen 0,005 und 0,01 mm. Das Aussenglied ist stark lichtbrechend und erscheint bei schwacher Vergrösserung vollkommen homogen. Bei starker Vergrösserung nach Einwirkung 1% Osmiumsäure sieht man an ihm Längsstreifen, die Hensen zuerst beim Frosch beschrieben hat. Bald nach dem Tode und unter Einwirkung verschiedener Reagentien (auch Osmium) zerfällt das Aussenglied in Plättchen von runder Form mit leicht gezackten Rändern. In dem Axentheile habe ich nie etwas gesehen, das an den Ritter'schen Faden erinnerte. Was die verschiedenen Formen anlangt, die unter

dem Einflusse von Reagentien entstehen, so glaube ich auf die genauen Angaben M. Schultze's (13) verweisen zu können.

Das Innenglied ist gewöhnlich cylindrisch, aber manchmal in der Mitte etwas schmäler, als an den Enden, misst 0,045—0,0775 mm in der Länge und 0,0025—0,01 mm in der Breite. Es besteht aus einer consistenteren Rinde und aus einer weicheren Substanz, die den Kern und das Ellipsoid (von W. Krause zuerst bei Vögeln beschrieben) beherbergt. Die Rindensubstanz geht als feines, glashelles Häutchen auf das Aussenglied über und umschliesst es von allen Seiten. Nach innen geht sie in den Fuss der Sehzelle über, worauf wir noch zurückkommen. — An Macerationspräparaten sieht man das glashelle Häutchen (Membran) sehr häufig von dem Aussengliede abstehen, gleichzeitig sieht man aber dieses Häutchen in die Rinde des Innengliedes übergehen, wodurch Aussen- und Innenglied zusammengehalten werden, und zwar auch in den Fällen, wo ihre gegen einander gekehrten Enden etwas auseinander gerückt sind.

Die Frage über die Membran des Aussengliedes ist schon vielfach ventilirt worden. Landolt[1]) statuirt für die Amphibien und Merkel[2]) für die übrigen Thiere und den Menschen eine Membran, die Aussen- und Innenglieder umhüllt. Schwalbe (21) nimmt an, dass nur der an das Innenglied stossende Theil des Aussengliedes eine Hülle besitzt, die eine Fortsetzung der Rindenschicht ist. M. Schultze spricht von einem „sehr deutlichen Faserkorb", der an dem Innengliede haften bleibt, wenn das Aussenglied abfällt. Hoffmann[3]) schliesst sich in Bezug auf die Membran der Zapfen vollkommen Schwalbe an, hinsichtlich der Stäbchen sagt er p. 19: „Die Aussenglieder der Stäbchen werden also umgeben durch eine umhüllende Membran und durch ein Bündel äusserst feiner Haare, welche sich unmittelbar aus der Substanz des Innengliedes entwickeln und sich in den Rinnen des Aussengliedes fortsetzen, während auch die umhüllende Membran eine unmittelbare Fortsetzung des Innengliedes bildet." — Meine

1) l. c. p. 94.

2) Merkel, Zur Kenntniss der Stäbchenschicht der Retina. Arch. f. Anatomie u. Physiologie. 1870, p. 648.

3) Hoffmann, Ueber den Bau der Retina bei Amphibien und Reptilien. Niederländisches Arch. f. Zoologie. III.



Untersuchungen haben gezeigt, dass bei Ganoiden die Rindenschicht des Innengliedes als besondere Hülle auf das Aussenglied übergeht (Fig. 2k').

Der Inhalt des Stäbcheninnengliedes ist in frischem Zustande vollkommen durchsichtig, oder nur schwach körnig, nach Einwirkung von Osmium oder Müller'scher Lösung tritt die Körnelung sehr scharf hervor. Das Ellipsoid liegt an dem äusseren Ende des Innengliedes und nimmt dessen ganze Breite ein. Seine Länge misst 0,0075—0,0125 mm, seine Breite 0,0075—0,01 mm. Seine an das Aussenglied grenzende Fläche erscheint plan, die entgegengesetzte innere convex. In frischem Zustande ist das Ellipsoid glänzend, homogen, gelblich, nach Einwirkung von Reagentien (Osmiumsäure, Müller'sche Flüssigkeit, Essigsäure, Chromsäure u. a.) gerinnt es bald grobkörnig und differencirt sich sehr auffallend von dem übrigen Stäbcheninhalt. Es fällt sehr leicht heraus, so dass man im Gesichtsfelde eine Masse isolirter Ellipsoide schwimmen sieht. Dieser Umstand weist, wie Hoffmann richtig bemerkt, darauf hin, dass zwischen Ellipsoid und Stäbchensubstanz der Zusammenhang sehr locker ist, es scheint, als ob das Ellipsoid in die Substanz des Innengliedes eingedrückt ist. Ist das Ellipsoid herausgefallen, so sieht man an dem äusseren Ende des Innengliedes eine tiefe Ausbuchtung, die nur von der Rindensubstanz begrenzt wird. In Osmium und Carmin färben sich die Ellipsoide stärker, als die übrige Substanz des Stäbchens. Der Kern liegt an dem inneren Ende des Stäbchens, ist ovoid, 0,01—0,0175 mm lang und 0,0075—0,0125 mm breit, besitzt 1—3 Kernkörperchen. Manchmal sieht man an der Substanz des Kerns eine fadenförmige Anordnung, wie sie von Strasburger, Bütschli, Flemming u. A. beschrieben wurde, doch habe ich den Gegenstand nicht weiter verfolgt, da er eine specielle Untersuchung verlangt. Querstreifung, wie sie an diesen Kernen zuerst von Henle beschrieben wurde, habe ich an meinem Objecte nie gesehen. In dem Niveau des äusseren Kernpols oder etwas höher sieht man die membrana limitans externa als feine dunkle Linie, die aus scharf umschriebenen Punkten zusammengesetzt scheint; von dieser punktirten Linie verlaufen nach aussen feine Fäden, die das Innenglied umgeben und bis zur halben Höhe des letzteren reichen. Stehen diese Fäden von dem Innengliede ab, so sind sie distinct und isolirt zu sehen, liegen sie aber dem Innengliede an, so erscheint letzteres an der

Oberfläche fein streifig; diese feine Strichelung verschwindet ungefähr auf halber Höhe des Innengliedes (Fig. 2. d, i). Abgesehen von diesen Fäden oder Nadeln sieht man manchmal an dem äusseren Ende des Innengliedes fadenförmige Gebilde von verschiedener Länge und Dicke, oder glänzende Tröpfchen, die in feine Fäden auslaufen (Fig. 2. k, h). Da das am äusseren Ende des Innengliedes liegende Ellipsoid nur von der Rindenschicht umgeben ist, so können die in Rede stehenden fadenförmigen Bildungen nur von dieser Rinde abstammen. Sie wurden bereits von M. Schultze (18 p. 194), Schwalbe (21 p. 407) und Hoffmann (l. c. p. 19) beschrieben. Letzterer hält sie für die letzten Endigungen der Sehnerven. Schwalbe glaubt, „dass sie sich wenigstens beim Frosch unmittelbar aus der Rinde des Innengliedes entwickeln" und als „Verdickungen glasheller Scheiden" aufzufassen sind, „welche sich von der Spitze des Innengliedes eine Strecke auf das Aussenglied fortsetzen". Ich acceptire die Ansicht von Schwalbe, glaube aber, dass die glashelle Scheide das ganze Aussenglied überzieht. Andrerseits muss ich jeden Zusammenhang dieser Gebilde mit Nerven zurückweisen, worüber weiter unten noch discutirt werden soll.

An dem inneren Pole des Kerns geht die Rindenschicht des Innengliedes in den Fuss der Sehzelle über, welcher mit einer kegelförmigen oder dreieckigen Anschwellung endigt. Die Basis des Kegels liegt der Schicht der Nervenansätze (äussere moleculare Schicht) auf. Der Fuss besteht, wie es scheint, ausschliesslich aus Rindensubstanz, da der Kern ihr in seinem unteren Theile unmittelbar anliegt. Die Dicke des Fusses ist sehr unbedeutend, die Länge wechselt; in den centralen Theilen der Retina ist sie = 0,005—0,0175 mm, in den peripherischen 0,0025—0,0075. Der Fuss erscheint glänzend, homogen, nie sind an ihm Strichelungen oder Varicositäten zu sehen, seine Contouren sind glatt. Der Endkegel ist ebenfalls homogen, glasig durchscheinend, doch verhält er sich gegen Osmium verschieden. In starken Lösungen (1%) oder nach längerer Einwirkung schwacher ($^1/_4$—$^1/_2$%) Lösungen färben sich die Endkegel schwarz, während sie bei schwächerer Einwirkung glasig durchscheinend sind, wie die Füsse und die Rindensubstanz. In Chlorgold färben sich die Kegel dunkelviolett. An der etwas concaven Basalfläche eines jeden Kegels haftet ein körniges Klümpchen, das in Osmium eine gelbliche Färbung erhält und von der Kegelbasis sich scharf differenzirt, da zwischen beiden

eine bogenförmige, vollkommen farblose Trennungslinie eingeschaltet ist. Diese Klümpchen sind nervöser Natur und werden weiter unten genauer besprochen. Sie haften sehr innig an den Endkegeln, so dass die meisten „Füsse" mit den Klümpchen isolirt werden; fehlen die letzteren, so sieht man an der Kegelbasis eine Depression. Betrachtet man den Kegel nicht im Profil, sondern von innen, d. h. verschafft man sich eine Flächenansicht der Kegelbasis, so sieht man eine runde ziemlich scharf umschriebene Scheibe, in deren Centrum ein körniges Klümpchen liegt, solche Bilder machen den Eindruck von runden Zellen mit körnigem Kern. Nicht immer besitzen die Füsse der Stäbchen die beschriebene Form. Häufig stösst man auf Füsse, die sich theilen, die Theilungsstelle liegt höher oder tiefer, manchmal am Innengliede des Stäbchens, das andere Mal in der Höhe der Kegelspitze, so dass der Fuss einfach, der Endkegel aber doppelt ist; endlich giebt es Fälle, wo der dickere Hauptfuss einen dünneren Seitenzweig abgiebt; solch ein Seitenzweig kann auch sehr tief entspringen, selbst von dem Endkegel. Andrerseits giebt es Stäbchen, denen der Fuss eigentlich fehlt, während der Endkegel sich unmittelbar an das Innenglied des Stäbchens inserirt. Man erkennt in solchen Fällen den Kegel, der auch doppelt sein kann, an dem körnigen Klümpchen, das an ihm haftet (Fig. 2. a, b, h, d, e, f). Alle, sowohl die einfachen, wie die verzweigten Füsse schliessen mit einer Endanschwellung ab und sind mit den körnigen Klümpchen in Verbindung und durch diese mit den Fortsätzen der Ganglienzellen, wie wir weiter unten sehen werden. Doch ist der Nachweis der Endkegel und der Klümpchen an den verzweigten Füssen sehr schwierig, weil die verzweigten Füsse dünn und die Endkegel sehr klein sind und leicht abreissen. Am leichtesten kommt man noch zum Ziele, wenn man die mit $^1/_2$—1% Osmiumsäure bearbeitete Retina 3—4 Wochen in Wasser maceriren lässt, dann isoliren sich die Elemente äusserst leicht. — Theilungen der Füsse haben bereits Henle (23), Merkel[1]), Schwalbe (21) und Hoffmann (l. c.) beschrieben. Henle meint, dass nur einer von den Zweigen in eine Endanschwellung übergeht, während nach Merkel die Zweigfasern „sich wieder vereinigen" und eine Faser

1) Fr. Merkel, Ueber die menschliche Retina. Archiv für Ophthalmologie XXII.



bilden. Hoffmann (l. c.) hat bei Amphibien Theilungen der Stäbchenfüsse gesehen, konnte sie aber nicht bis zu den Endanschwellungen verfolgen, wie seine Zeichnungen 1, 14 und 15 auf Tafel I beweisen.

Die Zapfen (breite Sehzellen) sind in den centralen Abschnitten der Retina 0,045—0,0475 mm lang, an der Peripherie 0,0425—0,0475 mm. Das Aussenglied besitzt die Form eines schmalen Kegels mit stumpfer Spitze, das Innenglied ist fassförmig (Fig. 3. a, b, c, d) und geht nach innen in einen dünnen Fuss über, der mit einer kegelförmigen Endanschwellung abschliesst (Fig. 3. c, m). Die Länge des Aussengliedes zu messen bietet einige Schwierigkeit, weil die Spitze leicht abbricht; die Länge beträgt 0,015 mm, die Basis des Aussengliedes ist 0,005 mm breit. Das Aussenglied setzt sich von dem Innengliede durch eine scharfe Linie ab und besteht aus einer ebenso glänzenden Substanz, wie das Stäbchenaussenglied. Durch Osmium wird es aber viel weniger gefärbt, als das letztere und zerfällt leicht in Plättchen. Das Innenglied ist, wie erwähnt, fassförmig, das innere Ende (Basis) ist in den peripherischen Abschnitten der Retina breiter, als das äussere. Die Länge misst in den centralen Theilen 0,0325—0,0375 mm, an der Peripherie 0,025—0,0375 mm. Ein jedes Innenglied besteht aus einer consistenteren Rinde und einer weicheren Substanz (Fig. 3 a, f, b), in welcher ein Ellipsoid, ein Fetttropfen, ein Kern und ein convex-concaver Körper liegen. Die Rindensubstanz geht auf das Aussenglied über und bildet für letzteres eine Hülle (Fig. 3 l). An den Zapfen ist es viel leichter sich von diesem Verhalten zu überzeugen, als an den Stäbchen. Sehr häufig sieht man Zapfenaussenglieder, deren Plättchen von einer abstehenden Hülle umfasst werden (Fig. 3 l, n). Für falco buteo hat M. Schultze im Arch. f. m. Anat. Tafel XXII Fig. 17 eine entsprechende Zeichnung gegeben. Besonders gut ist der Uebergang der Rindenschicht des Innengliedes auf das Aussenglied in den Fällen zu sehen, wo letzteres von dem Innengliede etwas abgerückt ist (Fig. 3 x). Sonst gilt für die Membran des Zapfenaussengliedes dasselbe, was in Bezug auf die Membran des Stäbchenaussengliedes gesagt wurde.

Die weichere, von der Rinde umschlossene Substanz des Innengliedes ist in frischem Zustande vollkommen durchsichtig oder mit einer sehr zarten Körnelung versehen. Nach Einwirkung von Reagentien nimmt die Körnelung bedeutend zu und zwar in viel

grösserem Masse, als es unter denselben Bedingungen an den Stäbchen beobachtet wird.

Das Ellipsoid (Fig. 3a, b, c) nimmt das äussere Ende des Innengliedes ein und ist 0,0075—9,0175 mm lang. Seine äussere Fläche ist eben oder schwach convex und liegt der Basis des Aussengliedes an, das entgegengesetzte innere Ende ist etwas breiter und convex. In frischem Zustande ist das Gebilde homogen, sehr stark lichtbrechend, schwach olivengrün. Nach Einwirkung von Osmium-, Chrom- und Essigsäure gerinnt es grobkörnig und sein Rand wird zackig, dadurch differencirt es sich sehr auffallend von der Umgebung. Sein Zusammenhang mit dem Innengliede ist sehr locker, man findet immer eine grosse Anzahl der Zapfenellipsoide im Gesichtsfelde frei umherschwimmen. Einige Mal habe ich eine zackenförmige Verlängerung der Ellipsoide nach innen d. h. gegen den Kern gesehen, ich glaube diese unregelmässigen Formen als Kunstproducte ansehen zu müssen, bedingt durch die Präparationsmethode.

In dem äusseren Theile eines jeden Ellipsoides finden wir einen runden Fetttropfen, der in frischem Zustande gelblich erscheint; in Osmium färbt er sich tiefschwarz (Fig. 3). Der Tropfen ist zweischichtig, wie es schon M. Schultze beim Stör constatirt hat, und füllt den äusseren Theil des Ellipsoides vollkommen aus. Nicht selten findet man in einem Ellipsoid zwei Tropfen von gleicher oder verschiedener Grösse (Fig. 12), manchmal sogar 3—7 kleine Tropfen (Fig. 3c), und zwar sowohl in frischem Zustande, als an Osmiumpräparaten. Manchmal liegt der Tropfen nicht im äusseren, sondern im inneren Abschnitt des Ellipsoids oder er fehlt hier gänzlich, man findet ihn aber dann gewöhnlich jenseits des Kerns, zwischen diesem und der Abgangsstelle des Fusses (Fig. 3. c, μ). — Ausser dem Ellipsoid mit dem Fetttropfen findet man im Zapfeninnengliede noch einen convex-concaven Körper (Fig. 3f), der an Osmiumpräparaten vollkommen durchsichtig erscheint. Seine Grösse ist bei einem und demselben Thiere sehr verschieden; die concave Fläche ist gegen das innere Ende des Ellipsoides gekehrt, die convexe Fläche sieht gegen den Kern. — Es muss noch erwähnt werden, dass das innere convexe Ende sich manchmal conisch verlängert, wodurch eine Form entsteht, wie sie M. Schultze bei Vögeln beschrieben hat. Diese Gebilde liegen gewöhnlich in dem axialen Theile des Innengliedes unmittelbar unter dem Ellipsoid und isoliren sich häufig in Verbindung mit

ihm. In anderen Fällen findet man sie mehr oder weniger entfernt von dem Ellipsoid, an der Peripherie der Zelle oder in der Nähe des Kerns, ja manchmal zwischen Kern und Fuss (Fig. 3c). In manchen Zapfen konnte ich diese Gebilde nicht finden, namentlich bei kleinen Stören, an denselben Zapfen fehlt auch manchmal der Fetttropfen. Dieser letzte Umstand, sowie das Wechselvolle in Bezug auf Lage und Grösse der Fetttropfen und der convex-concaven Körper deuten darauf hin, dass wir es vielleicht hier mit Entwicklungsformen von Zapfen zu thun haben, um so mehr, als diese Formen sich hauptsächlich an kleinen Fischexemplaren vorfanden. Der Kern der Zapfen ist oval, 0,0125—0,0175 mm lang und 0,0075—0,0125 mm breit. Querbänder habe ich an ihm nicht gesehen, hinsichtlich seiner Structur gilt dasselbe, was in Bezug auf den Kern des Stäbchens gesagt wurde. — Die membrana limitans externa schneidet den Zapfenkern an der Grenze seines unteren Dritttheils und erscheint als punctirte Linie, von welcher aus sich eine feine Strichelung auf das Zapfeninnenglied erstreckt. Nach innen von der Grenzmembran fehlt diese Strichelung, sie ist bedingt durch feine Nadeln, die sich an die Grenzmembran inseriren und ein jedes Innenglied pallisadenförmig umgeben. Diese Nadeln sieht man sehr schön, wenn Zapfen in Verbindung mit den Stützfasern isolirt werden (Fig. 3 m, m'). An dem äusseren Ende des Zapfeninnengliedes sieht man, wenn auch nicht häufig, feine Härchen, die von der Rindensubstanz entspringen und wohl ebenso zu deuten sind, wie die entsprechenden Gebilde an den Stäbchen (Fig. 3 ϱ). Hofmann hat sie aus der Retina von Emys europaea beschrieben und abgebildet (l. c. Taf. II Fig. 53 und 55).

Die Füsse der Zapfen sind in den meisten Fällen länger und dicker, als die der Stäbchen; in dem centralen Theile der Retina sind sie 0,01—0,0225 mm lang, in den peripherischen Theilen 0,0025—0,0125 mm. Dort, wo sie den subepithelialen Ganglienzellen anliegen, machen sie eine der Zelloberfläche entsprechende Biegung, sie sind niemals varicös oder fibrillär. Der glatte homogene Fuss schliesst mit einer conischen Anschwellung ab, die merklich grösser ist, als beim Stäbchen, aber ebenso durchsichtig und mit einem körnigen Klümpchen an der Basis behaftet. Diese Klümpchen sind etwas grösser, als die der Stäbchen, verhalten sich aber wie die letzteren zu den Endkegeln und zu den Fortsätzen der Ganglienzellen. Ausser den gewöhnlichen Formen (ge-

rader ungetheilter Fuss mit einfachem Endkegel), findet man häufig Zapfen, deren Füsse sich theilen, dabei kann die Theilungsstelle mehr oder weniger hoch liegen (Fig. 3. β i) oder es können sogar zwei Füsse von einem Zapfen abgehen (Fig. 3 d) was übrigens selten vorkommt. Verhältnissmässig häufig sind die Zapfenfüsse mit tiefliegender Theilungsstelle (Fig. 3. α, k), oder der Fuss ist einfach, der Endkegel aber doppelt (Fig. 3. a, g); manchmal ist nur eine Andeutung der Theilung an dem Endkegel wahrnehmbar, während das körnige Klümpchen schon völlig doppelt ist (Fig. 3a). In den meisten Fällen sind die Theilungsäste gleich dick, doch tritt manchmal von dem Fusse oder von dem Kegel ein dünner fadenförmiger Zweig seitlich ab (Fig. 3e). Schliesslich kann beim Zapfen, wie beim Stäbchen der Fuss ganz fehlen, während der Endkegel sich direct an das Zapfeninnenglied inserirt (Fig. 3b). Ein jeder Fuss, mag er getheilt oder ungetheilt sein, läuft in einen Endkegel aus und an jedem Kegel, mag er gross oder klein, einfach oder doppelt sein, haftet ein körniges Klümpchen. Dieser Satz kann natürlich nur aus einer grossen Anzahl von Präparaten abgeleitet werden, da namentlich die dünnen Zweigfüsse sehr leicht abreissen, doch glaube ich ihn verbürgen zu können. Was die Bedeutung der körnigen Klümpchen anlangt, so kommen wir darauf noch zurück, hinsichtlich ihrer Structur gilt dasselbe, was bei der Besprechung der Stäbchen gesagt wurde.

Es erübrigen noch einige Worte über die gegenseitige Lagerung der Stäbchen und Zapfen. Es wurde bereits erwähnt, dass der grösste Theil des Zapfenkerns nach aussen von der membrana limitans liegt, während die Stäbchenkerne nach innen von der Grenzmembran liegen. Doch gilt diese Anordnung streng nur für diejenigen Partieen der Retina, wo Zapfen und Stäbchen regelmässig abwechseln. In den vorderen (peripherischen) Partieen der Retina, wo die Zapfen spärlicher sind, d. h. mehr auseinanderrücken, liegen 2—4 Stäbchen neben einander, ein Theil der Stäbchenkerne rückt in die Höhe, um die Stelle der Zapfenkerne einzunehmen. Dadurch wird die regelmässige Anordnung der Kerne der Sehzellen in zwei Reihen in der ganzen Retina gewahrt (Fig. 1).

Schon M. Schultze (l. c.) wies darauf hin, dass „die Schicht der äusseren Körner (bei dem Stör) nur aus zwei Zellenlagen besteht". Da alle Fussenden der Sehzellen in einem Niveau liegen, so müssen die Füsse um so länger sein, je höher der Kern liegt; dabei muss bemerkt werden, dass die Füsse der Sehzellen in den peripherischen Theilen der Retina durchschnittlich kürzer sind, als in den centralen Theilen. Diese Schicht könnte Schicht der Sehzellenfüsse genannt werden und entspräche der „äusseren Faserschicht" Henle's. Verschafft man sich Flächenansichten der Stäbchen und Zapfen aus verschiedenen Theilen der Retina, so sieht man die Zapfen von einem Stäbchenkranz umgeben, wobei in centralen Theilen der Retina ein Stäbchen an der Bildung zweier Stäbchenkränze participirt, weil die Zapfen hier sehr regelmässig vertheilt und zahlreich sind (Fig. 3 A). In den peripherischen Theilen sind die Zapfen spärlicher, nicht so regelmässig vertheilt, zwischen je zwei Zapfen liegen daher 2—3 und mehr Stäbchen (Fig. 3 B).

II. Der nervöse Apparat.

(Drei gangliöse Schichten, die Schicht der Nervenansätze und die Nervenfaserschicht.)

a) Die äussere subepitheliale gangliöse Schicht ist bis jetzt bei keinem Wirbelthiere beschrieben worden. In den oberflächlichen Schichten sind Ganglienzellen überhaupt nicht nachgewiesen. Wenn man mit den meisten Beobachtern (W. Müller, Kölliker, Henle, M. Schultze, Schwalbe, Retzius, Merkel u. A.) annimmt, dass ein Theil der inneren Körner, die mit den radialen Stützfasern nicht zusammenhängen, als kleine bipolare Ganglienzellen aufzufassen sind, so stellt sich heraus, dass letztere in die Zwischenkörnerschicht oder nach aussen von ihr nie vordringen. Ihr Vorkommen ist streng an die innere Körnerschicht gebunden.

Rivolta[1]) ist der einzige, der Ganglienzellen in der Zwischenkörnerschicht beim Pferde beschrieben hat. Er isolirte diese Zellen nach längerer Maceration der Retina in schwachen Chromsäurelösungen (0,05—0,10%) oder Kali bichromicum (0,25—0,75%).

1) Delle cellule moltipolari che formano lo strato intergranuloso o intermedio nella retina del cavallo. Giorn. di anat. fisiol. e patologia degli animali. Anno III. p. 185. 1871.

Nach seiner Beschreibung besitzen diese Zellen einen grossen Kern, nebst Kernkörperchen und zahlreiche varicöse Fortsätze, welche mit denen der benachbarten Zellen anastomosiren.

Golgi und Manfredi[1]) bestätigten das Vorkommen der von Rivolta beschriebenen Zellen, halten sie aber für bindewebige Elemente, die durch Chromsäurewirkung entstellt seien.

Kölliker, W. Krause, W. Müller, Schwalbe u. A. haben bei verschiedenen Thieren in der Zwischenkörnerschicht Zellen beschrieben, die bald als bindegewebige Elemente (Kölliker, Krause), bald als Fulcrumzellen (W. Müller) angesprochen, bald dem Stützgewebe (Schwalbe) zugerechnet wurden.

Die von mir als subepitheliale Ganglienzellen bezeichneten Gebilde entsprechen in keiner Hinsicht den von den obengenannten Autoren beschriebenen Zellen. Um diese Gebilde genauer zu studiren, sind namentlich Isolationspräparate nothwendig. Brauchbare Flächenschnitte sind sehr schwierig zu erhalten; man bekommt, wie bereits Schwalbe für die Zwischenkörnerschicht urgirte, gewöhnlich Schiefschnitte zu Gesicht, an denen man sich nur schwer orientirt und leicht in Fehler verfällt. Daher habe ich hauptsächlich Macerationspräparate benutzt. Ich lege die ganze Retina auf 3—4 Stunden in 1% Osmiumsäure und macerire sie dann einige Tage und sogar Wochen in Wasser, das mit einigen Tropfen Osmiumsäure angesäuert ist. Durch diese Methode werden die Elemente fixirt und die Retina zerfällt leicht in 2 Blätter. In dem einen Blatte findet man die Stäbchen und Zapfen mit ihren Kernen und Füssen, sowie die äussere gangliöse Schicht und die Schicht der Nervenansätze. Beim Zupfen reissen die Stäbchen und Zapfen leicht ab, und man erhält so leicht ein Flächenpräparat der gangliösen Schicht in Verbindung mit den Füssen der Sehzellen, die der Schicht der Nervenansätze aufsitzen. Aber selbst wenn die Stäbchen und Zapfen mit den anliegenden Schichten in Verbindung bleiben und vom Beobachter abgewendet sind, kann man eine sehr instructive Ansicht der subepithelialen Ganglienzellen erhalten, da letztere mit den kegelförmigen Enden der Sehzellenfüsse dem Beobachter zugekehrt sind. Die dünne Schicht der Nervenansätze trübt nur wenig das Bild.

1) Annotazioni istologiche sulla retina del cavallo. Accad. di Medicina di Torino g. agosto 1872.



Selbst wenn die Sehzellen dem Beobachter zugewendet sind, kann man bei tiefer Einstellung der in Rede stehenden Ganglienzellen ansichtig werden.

Betrachtet man die fragliche Nervenzellenschicht von innen, (Fig. 4) bei starker Vergrösserung, so fallen zuerst Gruppen von schwarzen mit hellerem Centrum versehenen Dreiecken auf. Sie liegen nahe bei einander auf einer fein streifigen oder körnigen Unterlage. Zwischen diesen Gruppen sieht man Zellen von verschiedener Grösse und Form. Ihre Kerne sind hell, gross, rund oder oval, mit einem oder mehreren Kernkörperchen. Das Protoplasma ist körnig und verhältnissmässig dunkel. Viele Zellen zeigen feine streifige (fibrilläre) Fortsätze, die sich bald zwischen den erwähnten Dreiecken oder in der feinstreifigen Unterlage verlieren, manchmal sieht man lange deutlich fibrillirte Fortsätze. Diese Zellen liegen im Sehfelde entweder gehäuft oder vereinzelt. Auf den ersten Blick kann man sie vielleicht für die flachen Zellen halten, die in der Zwischenkörnerschicht von den obengenannten Beobachtern beschrieben wurden. Man kann sich jedoch an Präparaten mit erhaltenen Zapfenkernen (Körnerschicht) durch veränderte Einstellung überzeugen, dass die fraglichen Zellen von den Kernen der Sehzellen bis an die kegelförmigen Enden ihrer Fortsätze reichen. Ihre Dicke ist also ungefähr gleich der Länge der Sehzellenfortsätze. Um sich über den Dickendurchmesser der in Rede stehenden Zellen ein definitives Urtheil zu bilden, muss man sehr feine Querschnitte anfertigen. Zu diesem Zwecke härtete ich die Retina in Müller'scher Flüssigkeit und dann in Alkohol und färbte die Schnitte in Cochenille oder Hoyer'schem Carmin. Noch schärfer treten die Elemente hervor, wenn man die Retina in 1% Osmiumsäure oder Chlorgold härtet. An gefärbten Schnitten sieht man schon bei schwacher Vergrösserung zwischen der Körnerschicht und den dreieckigen Enden der Sehzellenfüsse runde Kerne, die bereits Salensky erwähnt (l. c. p. 344). Bei starker Vergrösserung überzeugt man sich, dass diese Kerne Zellen angehören, deren äussere Fläche stärker convex ist, als die innere (Fig. 1,5). Die Zellen liegen entweder eine neben der anderen oder sie rücken mehr oder weniger auseinander. Ueber etwaige Zellfortsätze geben diese Präparate keine Auskunft. An Schnitten aus Osmium oder Chlorgold treten diese Zellen schärfer hervor, einige von ihnen sind etwas geschrumpft und lassen einen sie umgebenden Hohlraum

sehen. An Stellen, wo die Zellen herausgefallen sind, überzeugt man sich, dass diese Hohlräume die Form eines Gewölbes haben (Fig. 1m). An einigen Schnitten merkt man, dass die eine oder andere der in Rede stehenden Zellen sich nach innen in einen Fortsatz verlängert, der jedoch immer kurz abgeschnitten aufhört. Wir haben uns somit an Flächenpräparaten und Schnitten überzeugt, dass wir es mit verhältnissmässig dicken multipolaren Zellen zu thun haben, die in einer Reihe angeordnet sind und in besonderen Räumen liegen. Ihre weiteren Beziehungen zu den Retinaelementen, Zahl und Verlauf ihrer Fortsätze, können nur an Isolationspräparaten studirt werden.

Um die Retinaelemente zu isoliren, benutzte ich als Macerationsflüssigkeit eine 1% Lösung von Osmiumsäure, die ich 3—20 St. auf die Retina einwirken liess. Darauf wurde letztere in mit Osmiumsäure angesäuertes Wasser gelegt. Nach 2—8 Tagen waren die Elemente isolationsfähig. An Präparaten, die die subepithealen Ganglienzellen noch in Verbindung mit den Nachbarelementen zeigten, sah man, dass der äussere convexe Theil einer jeden Ganglienzelle in die Körnerschicht (d. h. in die Kerne der Sehzellen) gleichsam eingedrückt war. Die Kerne der Stäbchen und Zapfen lagen den convexen und seitlichen Theilen der Ganglienzellen unmittelbar an (Fig. 5, 6, 7, 8, 9). Die untere (innere) Zellfläche lag in einem Niveau mit den geschwärzten dreieckigen Enden der Sehzellenfortsätze. — Die Fortsätze selbst, d. h. die Füsse der Stäbchen und Zapfen, verlaufen an den Stellen wo Ganglienzellen liegen, nicht wie gewöhnlich gerade, sondern machen an den bauchigen Flächen der letzteren bogenförmige Biegungen. Auch an Zupfpräparaten überzeugt man sich, dass diese Ganglienzellen bald nebeneinander liegen, bald auseinander rücken, im ersteren Falle ist häufig die eine Zelle bedeutend grösser, als die andere (Fig. 10).

Die Grösse dieser Zellen schwankt zwischen 0,0125 und 0,03 mm in der Länge und 0,01—0,015 mm in der Breite. Durchschnittlich sind die Zellen aus dem peripherischen Theile der Retina kleiner, als aus dem Centrum, weil an der Peripherie die Füsse der Sehzellen kürzer und der Raum zwischen der Körnerschicht und der Schicht der Nervenansätze, in dem die subepithelialen Ganglienzellen liegen, schmäler wird. Ausserdem hängen die Grössenverhältnisse aller Retinaelemente von der Länge des betreffenden Exemplars ab.

Die Form der subepithelialen Ganglienzellen ist sehr mannichfaltig und hängt von der Zahl der Fortsätze und ihrem Verhalten zum Ganglienkörper ab. Ihre Form ist verschieden je nachdem, ob die eine Fläche dem Beobachter zugekehrt oder auf der Kante liegt. Im ersten Falle erscheint sie multipolar sternförmig, im zweiten keulenförmig oder sogar halbmondförmig, weil (wie bereits erwähnt) die äussere gegen die Kerne der Sehzellen gerichtete Zellfläche gewöhnlich convex ausgebaucht, die entgegengesetzte flach oder schwach concav eingedrückt ist (Fig. 11, 12, 13, 14, 15, 16, 17, 18).

Das Zellprotoplasma ist an Osmiumpräparaten gelblich, bei starker Vergrösserung fibrillär, die feine Streifung gruppirt sich concentrisch um den Kern und geht an der Peripherie der Zelle in die Fortsätze über (M. Schultze.) Besonders schön ist die concentrische Fibrillirung an halb zerstörten Zellen mit erhaltenem Kerne zu sehen. Pigment habe ich im Protoplasma nicht beobachtet, wohl aher in seltenen Fällen beim Stör kleine Fetttröpfchen (Fig. 16).

Der Kern ist bläschenförmig, rund oder oval mit 1—3 Kernkörperchen, liegt central oder auch peripherisch, ist heller als das Zellprotoplasma, erscheint nach Osmiumwirkung gewöhnlich homogen, zeigt aber nach Einwirkung von Chromsäure und ihren Salzen eine knäuelförmige Fadenfigur, wie ich sie an den Kernen der Sehzellen beschrieben habe. — Alauncochenille und Hämatoxylin besitzen die schätzenswerthe Eigenschaft, die Kerne der in Rede stehenden, wie der übrigen Ganglienzellen, viel schwächer zu färben, als die Kerne der Sehzellen und des Stützgewebes, wodurch es möglich wird schon bei schwacher Vergrösserung die fraglichen Gebilde auseinanderzuhalten. Andere Färbmittel, wie Picrocarmin, Hoyer'sches Carmin, Alauncarmin, Bismarckbraun und Eosin leisten in dieser Beziehung nichts, da ihre färbende Kraft geringer ist und alle Kerne so ziemlich in derselben Nuance erscheinen. Das Chlorgold lässt die Kerne der Ganglienzellen ungefärbt, während die Kernkörperchen und das Zellprotoplasma violett erscheinen. Nach Chlorpalladium erscheinen diese Zellen mit ihren Fortsätzen gelblich. Trypsin zerstört zuerst das Protoplasma und viel später die Kerne.

Die Zellfortsätze, deren Zahl zwischen 3 und 6 schwankt, können je nach der Zellfläche, von der sie entspringen, in drei Gruppen getheilt werden, in äussere, seitliche und innere.

Die ersten treten von der äusseren (oberen oder convexen) Fläche der Zelle ab, die zweiten von den seitlichen, mehr oder weniger abschüssigen Seitentheilen des Zellkörpers und die dritten von der inneren, den tieferen Schichten der Retina zugekehrten Zellfläche.

a) Aeussere Fortsätze entspringen entweder von der Mitte der äusseren Fläche (Fig. 19, 20, 21, 8), oder mehr seitwärts (Fig. 22, 23), ausnahmsweise sah ich einen äusseren Fortsatz von der Basis eines seitlichen entspringen (Fig. 24). Von einer Zelle geht immer nur ein äusserer Fortsatz ab. Seine Länge schwankt zwischen 0,005 und 0,025 mm. und hängt, wie es scheint, von der Abgangsstelle des Fortsatzes und davon ab, wie weit die Zelle in die Körnerschicht eingezwängt ist. Je mehr die Körnerschicht von der Zelle eingedrückt wird, um so näher liegt letztere an der membrana limitans externa, um so kürzer wird folglich der äussere Fortsatz sein und umgekehrt. Die Dicke des Fortsatzes ist von seiner Länge und von der Grösse der Zelle unabhängig. Von kleinen Zellen entspringen manchmal dicke oder lange und dünne Fortsätze. An der Abgangsstelle und an ihrem Ende sind die Fortsätze häufig dünner, als in der Mitte. Der äussere Fortsatz verläuft immer geradlinig, nur selten schwach bogenförmig, zwischen den Füssen der Zapfen und den Kernen der Stäbchen bis an die membrana limitans externa. In dem Niveau der letzteren geht jeder äussere Fortsatz in ein Gebilde über, das in den meisten Fällen pinselförmig ist (Fig. 19, 14, 23, 25). Die Länge der Pinsel ist verschieden, sie schwankt zwischen 0,0025—0,025 mm. Ein jeder Pinsel liegt ausserhalb der membrana limitans, d. h. in der Schicht der Sehzellen. Die Basis des Pinsels stützt sich auf die m. lim. ext. Der Pinsel selbst liegt den Flächen der Innenglieder zweier Stäbchen oder eines Stäbchens und eines Zapfens an, und zwar so innig, dass man an Isolationspräparaten häufig Sehzellen in Verbindung mit den äusseren Fortsätzen der Ganglienzellen sieht; dabei kann es vorkommen, dass das an der Sehzelle haftende pinselförmige Ende vom Beobachter abgewendet, d. h. nicht zu sehen ist, so dass es den Anschein hat, als ob der äussere Zellfortsatz unmittelbar in ein Stäbchen oder Zapfen übergeht. Ist gleichzeitig, was häufig vorkommt, der Fuss der Sehzelle abgerissen, so kann der äussere Ganglienzellenfortsatz für den Fuss der Sehzelle genommen und ein Zusammenhang zwischen Ganglienzelle und Sehzelle vorgetäuscht werden.

Sucht man solchen Präparaten eine andere Lage zu geben, so überzeugt man sich immer, dass der äussere Zellfortsatz in einen Pinsel ausläuft, der der Sehzelle nur anliegt (Fig. 26, 27).

Die pinselförmigen Gebilde besitzen einen gewissen Glanz, sind feinkörnig, die Körner sind häufig reihenweise angeordnet, so dass man den Eindruck von varicösen Faden erhält, die in den äusseren Zellfortsatz übergehen. Das äussere freie Ende des Pinsels läuft allmälig in einen feinen Faden aus, der verschieden lang sein kann; manchmal reicht er bis an das innere Ende der Stäbchenaussenglieder, gewöhnlich ist er kürzer, häufig fehlt er und ist wohl abgerissen (Fig. 28, 23, 17).

Trotz der grossen Anzahl der durchmusterten Präparate habe ich nie gesehen, dass ein Pinsel sich in ein Fibrillenbündel auffaserte, er ging immer in einen mehr oder weniger langen manchmal varicösen Faden über.

In seltenen Fällen sah man zwei pinselförmige Gebilde, die auf einer Basis sassen (Fig. 29). Ausser den pinselförmigen Endigungen stösst man ebenso häufig auf knopfförmige Endigungen (Fig. 30, 31, 32, 33, 34). Die knopfförmigen Gebilde sind rund oder oval, 0,005–0,01 mm lang und 0,0025–0,0075 mm breit. Sie liegen wie die anderen nach aussen von der membrana limitans, ihre Basis liegt der letzteren auf. Da wo sie den Innengliedern der Sehzellen anliegen, besitzen letztere eine Einkerbung und da jeder Knopf von mehr als zwei Sehzellen umgeben ist, so bilden die Einkerbungen der benachbarten Sehzellen einen kleinen Hohlraum, in dem der Knopf liegt (Fig. 33, 34, 8). Dort wo die viel dünneren Pinsel liegen, findet man nur seichte Abflachungen an dem Contour der betreffenden Sehzellen. Ein jeder Knopf besteht aus feinkörniger Masse, diese Körnchen glänzen besonders in dem äusseren Theile desselben und machen den Eindruck von optischen Querschnitten feiner Fäden. Diese Knöpfe dunkeln nach, wenn man die Präparate längere Zeit in mit Osmiumsäure angesäuertem Wasser macerirt. Häufig begegnet man Knöpfen, deren Basis hell, ziemlich homogen ist, während der äussere schmälere Theil gekörnt erscheint, dies ganze Gebilde erinnert an eine Eichel (Fig. 30). Von der Mitte der äusseren Kuppe des knopfförmigen Gebildes tritt gewöhlich ein dünner, manchmal varicöser Faden ab. Dieser, bis an das innere Ende des Aussengliedes reichende, Faden verjüngt sich gegen das freie Ende und wird dadurch haarförmig.

Es muss noch erwähnt werden, dass die subepithelialen Ganglienzellen der äusseren Grenzmembran unmittelbar (von innen) anliegen, oder von ihr mehr oder weniger abrücken. Im ersteren Falle stösst der Knopf unmittelbar an den Zellkörper, ist also zitzenförmig (Fig. 32), im 2. Falle sitzt er auf einem mehr oder weniger langen und dünnen Halse. Der äussere Fortsatz der Ganglienzelle geht also in eine knopfförmige Endanschwellung über, die nach aussen von der Grenzhaut liegt.

Wir müssen noch einer dritten Form (Fig. 35) freier Endigungen gedenken, die bei Ganoiden selten vorkommt, aber insofern interessant ist, als sie an die Landolt'schen Endkolben[1]) der Amphibien erinnert. Landolt weist sie allerdings dem Stützgewebe zu, während sie Emery[2]), Hoffmann (l. c.) und Ranvier[3]) mit mehr Recht für nervöse Gebilde halten. Doch unterscheiden sich unsere Kolben von denen Landolt's insofern, als letztere zwischen den Kernen der Körnerschicht liegen, während die kolbenförmigen Fortsätze der Ganglienzellen bei den Ganoiden nach aussen von der membrana limitans liegen und mit einem Endfaden oder Haar versehen sind.

Es fragt sich nun, ob die verschieden geformten Enden der äusseren Ganglienzellenfortsätze wirklich differente Gebilde sind, oder ob sie unwesentliche Variationen einer Endanschwellung darstellen? Ich glaube mich für die letztere Alternative entscheiden zu müssen, hauptsächlich deswegen, weil man häufig auf Formen stösst, die ebensogut zu der einen als zu der anderen Categorie gerechnet werden können (Fig. 21, 36, 20). Nicht nur die Uebergangsformen zwischen Pinsel, Knopf und Kolben, sondern auch der nicht zu berechnende Einfluss der chemischen und mechanischen Eingriffe machen es wahrscheinlich, dass wir es hier mit einer Grundform zu thun haben, die nur in Bezug auf die Grössenverhältnisse innerhalb gewisser Grenzen schwankt. Am passendsten würde die Bezeichnung Endpinsel sein, wenn die Zusammensetzung dieser Endgebilde aus feinen Fäden sicher gestellt wäre,

1) Beitrag zur Anatomie der Retina. Dieses Archiv Bd. 7.

2) La terminazione del nervo ottico nella retina dei batracii urodeli. Estratti degli atti della societa Italiana di scienze naturali. Vol. XVIII, 1876. 5. A. 12. Str. 8° 1 T.

3) Traité technique d'Histologie. Fasc, 6.

leider reichen aber die Thatsachen nicht aus, um dieses Structurverhältniss für erwiesen zu halten.

Ich habe allerdings ein Mal klar sehen können, dass ein Pinsel sich in feine Fäden auffaserte. Dieser vereinzelten Beobachtung stehen aber die gewöhnlichen Befunde gegenüber, aus welchen man nur den Schluss ziehen kann, dass die Endanschwellung, sie mag pinsel- oder knopfförmig sein, aus einer körnigen Substanz besteht, die gegen die Peripherie in einen Faden ausläuft. Ob dieser Endfaden oder dieses Haar ein einfaches oder zusammengesetztes (durch Verkleben feinster Fäden entstandenes) Gebilde ist, wird wohl noch schwieriger zu entscheiden sein, als bei den sog. Hörhaaren. Diese Schwierigkeiten häufen sich hier in Folge der nahen und eigenthümlichen Beziehungen, die zwischen den nervösen Gebilden und dem Stützgewebe existiren.

Die Radialfasern blättern sich in der Nähe der äusseren Grenzhaut auf, indem sie Scheiden bilden für die kerntragenden Theile der Sehzellen und die subepithelialen Ganglienzellen mit ihren Fortsätzen. Diese dünnen durchsichtigen und glänzenden Scheiden kann man im Detail nur an Isolationspräparaten studiren, die längere Zeit (8—12 Tage) in Osmiumwasser macerirt wurden. Die Scheiden isoliren sich dann theilweise von den Ganglienzellen und ihren Fortsätzen und färbt man mit Bismarckbraun, so erscheinen sie als mattglänzende, gelbliche Häute, die sich von den dunkleren körnigen Zellen scharf abheben. Solche Präparate habe ich in den Figuren 31, 27, 37 wiederzugeben versucht. Man sieht an ihnen ein glasiges Häutchen, in welchem die körnige Ganglienzelle wie in einem durchsichtigen Sacke steckt, nach aussen schickt letzterer eine röhrenförmige Fortsetzung, in welcher der äussere Fortsatz der Ganglienzelle wie in einer Hülse liegt, sie reicht bis an die membrana limitans externa und ist um so kürzer, je oberflächlicher (d. h. je näher zur m. limit. ext.) die Ganglienzelle liegt. An dem äusseren offenen Ende dieser Röhre, also nach aussen von der m. l. e. liegt die pinsel- oder knopfförmige Endanschwellung des äusseren Fortsatzes.

Zieht sich das Protoplasma der Ganglienzelle von der Hülle zurück, so wird der äussere Fortsatz nachgezogen und die Hülse erscheint leer (Fig. 37). Häufig reisst die Hülle der Zelle ein, während die Hülse mit dem äusseren Fortsatze intact bleibt; man sieht dann die ausserhalb der Hülse befindliche Endanschwellung

und die Fetzen der zerrissenen Zellhülle (Fig. 38, 21). Liegt der Fortsatz seiner Hülse vollkommen an, so sieht man ihn nicht distinct und es hat den Anschein, als ob der Endknopf von der Hülse abgehe (Fig. 38).

Häufig findet man Zellen, an denen die Hülle nur am äusseren Theile erhalten ist, d. h. dort wo der äussere Fortsatz entspringt und wenn letzterer intact ist, so sieht man sehr deutlich die zerrissene Zellhülle röhrenförmig auf den Fortsatz übergehen, wo sie bis an die Endanschwellung reicht. Letztere liegt aber immer ausserhalb der Röhre, nackt in einem Niveau mit der membrana limitans (Fig. 14, 19, 20, 21, 28). Der freie Rand der Röhre, in der der Zellfortsatz steckt, erscheint an Isolationspräparaten als feine glänzende Linie oder als glänzender Ring (Fig. 25). Dieser Ring haftet sehr innig an der Basis der Endanschwellung (Pinsel oder Knopf) und erinnert an eine Halsschleife, wenn die Hülse des Fortsatzes zerrissen, der glänzende Ring aber erhalten ist (Fig. 24, 14, 36). Diese Halskrausen sind so characteristisch, dass man in zweifelhaften Fällen an ihnen den äusseren Zellfortsatz erkennen und von anderen Fortsätzen unterscheiden kann.

An dem freien ringförmigen Rande der Röhre oder Hülse reisst die Endanschwellung leicht ab, erstens weil hier am Halse der Zellfortsatz, bevor er in die Endanschwellung übergeht, sich verjüngt, zweitens weil wie gesagt das freie ringförmige Ende der Röhre an der Basis der Endanschwellung innig haftet (Fig. 23). Von dem ringförmigen Ende der Röhren oder Hülsen gehen feine lange Fäden oder Nadeln ab, die an ihrer Basis breiter sind und sich gegen das freie Ende verjüngen. Sie umgeben also die Endanschwellung rings herum und sind wohl als Schutzapparat anzusehen. Diese Nadeln können zu Missverständnissen Anlass geben; es hat nämlich häufig den Anschein, als ob sie von der Endanschwellung selbst abgehen, als ob letztere sich auffasere. Man läuft also Gefahr, diese Nadeln für nervös zu halten. Untersucht man aber genauer, so überzeugt man sich, dass die fraglichen Gebilde dem freien ringförmigen Ende der Hülse aufsitzen. Bei oberflächlicher Einstellung sieht man die Nadeln über den Endknopf hinweggehen, dabei scheint letzterer verwaschen, stellt man dann auf den Endknopf ein, so verschwinden die über ihn hinwegziehenden Nadeln und nur die an den Seiten liegenden erscheinen scharf (Fig. 17, 32, 36). Häufig fällt

der grösste Theil der Nadeln ab, und man sieht nur ein paar Nadeln seitlich von dem Endknopf. In solchen Fällen erscheint der Zusammenhang der Nadeln mit dem freien Rande der Hülse ausser allem Zweifel (Fig. 19, 28). Wir haben es hier also mit starren haarförmigen Verlängerungen der Membrana limitans externa zu thun, die mit den die Sehzellen umgebenden Nadeln vollkommen identisch sind und seit Max Schultze als „Faserkörbe“ (Nadeln, W. Krause) bekannt sind.

Die seitlichen oder horizontalen Fortsätze[1]) entspringen von den seitlichen mehr oder weniger abschüssigen Theilen der subepithelialen Ganglienzellen und verlaufen horizontal, indem sie, so ziemlich in einer Ebene bleibend, nach verschiedenen Seiten divergiren. Sie verbreiten sich also entsprechend der flächenhaften Ausbreitung der Retina und zwar in der Schicht, welche der äusseren moleculären Schicht der Autoren entspricht. An Schnittpräparaten sieht man natürlich von diesen Fortsätzen nur Andeutungen in Form von seitlichen Verlängerungen des Zellkörpers. Gewöhnlich fehlen auch diese Andeutungen, da ein Theil der Fortsätze von dem Schnitte getroffen, der andere von den angrenzenden Gebilden verdeckt wird. An Isolationspräparaten überzeugt man sich hingegen sehr bald, dass die Zahl dieser Fortsätze eine sehr wechselnde ist und dass sie sich im weiteren Verlaufe vielfach theilen (Fig. 11, 16). An ihren Ursprungstellen sind die Fortsätze ziemlich breit, verjüngen sich aber bald in dem Maasse, als sie sich theilen, sie sind exquisit fibrillär und fasern sich an den Rissstellen häufig in sehr feine Fäden auf. Zwischen den Fibrillen sieht man an gut erhaltenen Fortsätzen glänzende Körnchen in grosser Anzahl. Ueber die Länge der Fortsätze kann man sich an Isolationspräparaten kein sicheres Urtheil bilden, doch habe ich nicht selten Fortsätze gesehen, die den grössten Durchmesser der Zelle um ein Vielfaches übertrafen. Diese Fortsätze theilen sich unter den verschiedensten Winkeln, die dünnsten entspringen häufig unter rechtem Winkel von den dickeren und reissen an der Abgangsstelle leicht ab, an der Rissstelle zeigt dann der erhaltene Fortsatz eine rauhe mit kurzen Fäserchen besetzte Stelle. Ich muss hier ausdrücklich erwähnen, dass ich trotz sehr zahlreicher Isola-

1) Die Ausdrücke seitlich und horizontal sind auf den Querschnitt der Retina zu beziehen.

tionspräparate niemals Anastomosen zwischen den Fortsätzen der benachbarten Ganglienzellen gesehen habe.

Was die Verlaufsweise der Fortsätze anlangt, so gewinnt man darüber ein Urtheil in den Fällen, wo die Schicht der Sehzellen und die Schicht der Nervenansätze erhalten sind. An solchen Isolationspräparaten überzeugt man sich, dass die subepithelialen Ganglienzellen in einem Niveau mit den Füssen der Sehzellen liegen. Die horizontalen Fortsätze der Ganglienzellen müssen also, um in die Schicht der Nervenansätze zu gelangen, sich nach innen begeben, sie machen desswegen Biegungen, die um so geringer sind, je tiefer (d. h. je näher zur inneren Zellfläche) diese Fortsätze entspringen. Manchmal entspringen letztere von der Ansatzstelle des inneren Fortsatzes, d. h. in einem Niveau mit der Schicht der Nervenansätze. In solchen Fällen verlaufen die seitlichen Fortsätze gerade horizontal unter den Füssen der Sehzellen (Fig. 13, 39, 12, 5).

Wir kommen nun an den schwierigsten und wichtigsten Theil unserer Untersuchung, an die Beantwortung der Frage: wie verhalten sich die horizontalen Fortsätze der Ganglienzellen zu den Füssen der Sehzellen?

Um zweckentsprechende Präparate zu erhalten, muss die mit 1% Osmiumsäure behandelte Retina wochenlang in Osmiumwasser macerirt werden.

Schon bei der Beschreibung der conischen Verdickungen an den Fussenden der Sehzellen habe ich erwähnt, dass an der concaven Basis eines jeden Conus ein körniges, glänzendes Klümpchen haftet. Diese kleinen rundlichen Klümpchen färben sich in Osmium gelblich. Die an den Füssen der Zapfen haftenden Klümpchen sind etwas grösser, als die der Stäbchen. Sie liegen an Schnittpräparaten alle in einer Reihe sehr nahe an einander und bilden den äusseren Theil der Schicht der Nervenansätze, stossen somit unmittelbar an die Füsse der Sehzellen. In Anbetracht dessen, dass nach W. Krause in demselben Niveau die membrana fenestrata liegt und die beschriebenen Klümpchen möglicher Weise als Zellkerne dieser Membran gedeutet werden können, habe ich mich bemüht die Kernnatur der fraglichen Gebilde zu prüfen. Es hat sich aber dabei herausgestellt, dass die runden Klümpchen sich wie Zellprotoplasma und nicht wie Kerne verhalten. Alle Farbstoffe, die Kerngebilde intensiv färben (Picrocarmin, Hämatoxylin, Alauncochenille) liessen die fraglichen Gebilde

ungefärbt, oder gaben ihnen nur einen schwachen Stich in's Bläuliche oder Röthliche, dann aber zeigten auch Protoplasma und Fortsätze der Ganglienzellen einen deutlichen bläulichen oder röthlichen Farbenton. Die Kerne der Ganglienzellen und namentlich die der Stützfasern erschienen hingegen immer sehr intensiv gefärbt. Macerationspräparate zeigen an diesen Klümpchen kurze Fasern, die manchmal varicös erscheinen. Manchmal hat es den Anschein, als ob diese Fasern von dem conischen Fussende der Sehzelle abgehen. Bei genauer und wechselnder Einstellung überzeugt man sich aber gewöhnlich von dem eben erwähnten Sachverhalt, d. h. man sieht die Fäserchen scharf gleichzeitig mit dem körnigen Klümpchen, während die Contouren des conischen Fussendes verschwimmen und umgekehrt, bei scharfer Einstellung des Fussendes werden die varicösen Fasern undeutlich (Fig. 2i, 3n, o, p, q). Es liegt in der Natur der Sache, dass diese Entscheidung nicht an jedem Präparate getroffen werden kann. Liegen Klümpchen und Fussende für die Beobachtung ungünstig, so ist eine Entscheidung unmöglich. Doch habe ich den Uebergang der varicösen Fäserchen in die körnigen Klümpchen so häufig gesehen, dass er für mich ausser allem Zweifel steht. Hingegen konnte ich mich nie sicher überzeugen, dass die kurzen Fasern von dem Rande des conischen Fussendes abgehen. Zudem waren die Fälle, wo solch ein Uebergang scheinbar vorhanden war, überhaupt selten. Man stösst auch auf Präparate, an denen die kurzen varicösen Fasern mit zwei und mehr Klümpchen verbunden sind (Fig. 3p). Manchmal erscheinen die mit den Klümpchen verbundenen Fasern dicker, aber nicht homogen, sondern streifig, wie die fibrillären Fortsätze der Ganglienzellen. Endlich findet man subepitheliale Ganglienzellen, deren Fortsätze mit den körnigen Klümpchen, an denen noch die Füsse der Sehzellen haften, besetzt sind (Fig. 40), oder die sich theilenden Fortsätze der Ganglienzellen verlieren sich in einem Haufen dieser Klümpchen (Fig. 16, 13). Fortsätze und Klümpchen sind sehr innig verbunden, man kann solche Präparate durch Druck und Verschiebung Ort und Lage wechseln lassen, ohne dass eine Trennung erfolgt. Das erklärt sich aus dem Umstand, dass die feinen vom Klümpchen abgehenden Fäserchen direct in die Fortsätze der Ganglienzellen übergehen, d. h. mit ihnen ein Ganzes bilden (Fig. 41 u. a.). In seltenen Fällen war ich so glücklich Präparate zu erhalten, an denen der

Fuss der gut erhaltenen Sehzelle mittelst des körnigen Klümpchens mit dem Fortsatze einer Ganglienzelle zusammenhing (Fig. 42, 43).

Aus den mitgetheilten Thatsachen folgere ich, dass die körnigen Klümpchen nervöser Natur sind, dass die feinen von ihnen abgehenden Fäserchen mit den Fibrillen der Ganglienzellenfortsätze identisch sind, oder mit anderen Worten: die sich theilenden Fortsätze der subepithelialen Ganglienzellen sind mit zitzenförmigen Verdickungen (Klümpchen) besetzt (Fig. 11), die aus derselben Substanz wie die Fortsätze bestehen. Meine Isolations- und Tinctionsversuche haben es, wie ich glaube, zur Genüge bewiesen.

Es muss noch erwähnt werden, dass die Hülle der Ganglienzelle nicht nur röhrenförmig auf den äusseren Zellfortsatz übergeht, sondern dass auch die seitlichen Fortsätze von dieser structurlosen Membran umscheidet werden, wenigstens die dickeren unter ihnen, die von der Zelle unmittelbar abgehen (Fig. 27a, 31a, 37a). Um sich davon zu überzeugen, darf man die Retina nicht lange maceriren, man untersucht am Besten sofort, nachdem die 1% Osmiumsäure eingewirkt hat; wartet man länger, so quillt die Hülle und löst sich leicht ab, so dass man nur nackte Zellen zur Ansicht bekommt. Hat man aber den Zeitpunkt richtig getroffen, so erscheinen die isolirten Zellen mit ihren Fortsätzen glänzend, ihre Ränder sind uneben, höckerig, weil die Hülle stellenweise absteht und die feineren Fortsätze abgerissen sind. Die Kerne und die Fibrillirung der Zellen und ihrer Fortsätze sieht man nur andeutungsweise. Wie weit diese Hüllen reichen, d. h. ob die feineren (secundären und tertiären) Fortsätze auch umscheidet sind, weiss ich nicht, da sie unter den gegebenen Bedingungen immer abreissen. Wir müssen nun die Frage ventiliren, ob die körnigen Klümpchen, die wir für nervös erklärt und mit den seitlichen Fortsätzen der Ganglienzellen in Verbindung gebracht haben, an den Fussenden der Sehzellen ihr Ende finden, oder ob diese körnigen Bildungen nur die Eintrittsstellen der nervösen Zellfortsätze in die Füsse der Sehzellen markiren? Ich neige zu der ersten Alternative und glaube, dass wir in den Klümpchen die letzten Endigungen nervöser Fibrillen vor uns haben. Die Gründe, die mich dazu bewegen, sind folgende: nach kurzer Einwirkung der Osmiumsäure (3—4 St.) erscheinen die conischen Enden der Sehzellenfüsse glasig homogen, man sieht an ihnen bei stärkster Vergrösserung (Hartnack Syst. 15)

keine Spur von Körnelung oder Fibrillirung, während die Klümpchen glänzend, körnig und gelblich erscheinen. Ich habe trotz vielfacher Bemühungen nie etwas gesehen, was als Fortsetzung des rundlichen körnigen Gebildes in den Fuss der Sehzelle gedeutet werden könnte, d. h. ich habe in dem Fusse der Sehzellen nie fadenförmige oder körnige Verlängerungen des Klümpchens sehen können, bei günstiger Lagerung (im Profil) konnte man immer zwischen dem körnigen Klümpchen und dem verbreiterten Fussende einen feinen hellen Grenzsaum sehen. Bei längerer Einwirkung der Osmiumsäure färben sich die conischen Enden der Füsse schwarz (wie die Aussenglieder der Stäbchen), während die körnigen Klümpchen verhältnissmässig hell bleiben; schwarz werden sie niemals, ebensowenig wie das Protoplasma und die Fortsätze der Ganglienzellen. Das Alles zusammengenommen spricht dagegen, dass zwischen Sehzelle und Ganglienzelle eine Continuität besteht[1]), und wenn dennoch die epithelialen Sehzellen den nervösen Klümpchen innig anhaften, so wird es wohl erlaubt sein hier wie anderen Orts eine Kittsubstanz zu präsumiren, die das Fussende der Sehzelle mit dem terminalen körnigen Klümpchen verkittet.

Die inneren Fortsätze. Von jeder subepithelialen Ganglienzelle geht ein innerer Fortsatz ab, und zwar von der inneren Zellfläche. Er entspringt entweder von der Mitte oder von der Peripherie dieser Fläche. In letzterem Falle zweigen sich von seiner Basis 1—2 horizontale Fortsätze ab (Fig. 13, 39). Der innere Fortsatz theilt sich niemals und kann auf sehr lange Strecken isolirt werden. Seine Dicke ist verschieden und steht in einem gewissen Verhältniss zur Grösse der Zelle. Die grösseren Zellen besitzen dickere Fortsätze, letztere zeigen eine deutliche Fibrillirung, namentlich an dem abgerissenen Ende, und gleichen vollkommen den Axencylindern der myelinhaltigen Nervenfasern. Die dünneren Fortsätze sind glänzend, eine Fibrillirung konnte an ihnen nicht wahrgenommen werden. Zu Färbemitteln verhalten sie sich wie das Zellprotoplasma, Osmium färbt sie gelblich. Der innere Fortsatz durchsetzt die Schicht der Nervenansätze und legt sich den radialen Stützfasern an, mit denen er weiter nach innen verläuft. Da die Radialfasern bündelförmig in

---

1) Merkel (l. c.) vertritt für die menschliche Retina die gegentheilige Ansicht.

gewissen Abständen von einander verlaufen und arcadenförmig in einander übergehen, so müssen die inneren Fortsätze, um die Radialfasern zu erreichen, an ihren Ursprungsstellen eine kurze Strecke bogenförmig verlaufen. Da diese Fortsätze mit den Bündeln der Stützfasern gemeinsam verlaufen (Fig. 45), so sind sie an den Schnittpräparaten gar nicht zu sehen, aber auch an guten Isolationspräparaten sind sie nur dann zu unterscheiden, wenn ihr Zusammenhang mit der Ganglienzelle erhalten und sichtbar ist. Unter solchen Bedingungen gelingt es nicht selten, den inneren Fortsatz von seiner Ursprungsstelle bis an das Neurospongium ungetheilt zu verfolgen (Fig. 18, 39, 46).

Manchmal gelingt es (Fig. 42, 11) Ganglienzellen zu isoliren, an denen alle Fortsätze zu sehen sind; an den horizontalen Fortsätzen haften die kegelförmigen Fussenden der Sehzellen oder ein guterhaltener Zapfen, der äussere Fortsatz schliesst mit einer terminalen Endanschwellung (Pinsel) ab, während der innere Fortsatz bis an das Neurospongium reicht. Ich habe bereits erwähnt, dass der innere Fortsatz niemals Theilungen zeigt; ich muss hinzufügen, dass dieser ungetheilte Fortsatz manchmal länger war (Fig. 6, 13, 17, 18, 39, 42, 45, 46), als die Strecke, welche er zu durchlaufen hat, um von seiner Ursprungsstelle (d. h. von der subepithelialen Ganglienzelle) bis an das Neurospongium zu gelangen. Solch ein Fortsatz muss also in dem Neurospongium oder an dessen innerer Grenze eine Strecke weit horizontal verlaufen, denn trotz der bedeutenden Länge (0,0575—0,1875 mm), habe ich nie eine Myelinscheide an diesen Fortsätzen nachweisen können. Ich kann also auch keine positiven Angaben über den Verbleib dieser Fortsätze machen. Ich habe sie nur eine kurze Strecke innerhalb des Neurospongium verfolgen können. Ebensowenig konnte ich Gewissheit erlangen hinsichtlich dessen, ob der innere Fortsatz in einer röhrenförmigen Fortsetzung der glänzenden structurlosen Zellhülle liegt, wie es für den äusseren Fortsatz festgestellt wurde. Jedenfalls wird er von den Radialfasern, denen er anliegt (Fig. 47), theilweise umscheidet, ob es aber zur Bildung einer geschlossenen Röhre kommt, weiss ich nicht.

Die Schicht der Nervenansätze (Membrana fenestrata, W. Krause. Aeussere moleculäre Schicht der anderen Autoren).

Bei den Ganoiden wird diese Schicht nach aussen begrenzt von den kegelförmigen verbreiterten Fussenden der Sehzellen, nach innen von der oberen (äusseren) Lage der sternförmigen Zellen (Fig. 1). Diese Schicht ist sehr dünn und scheint an gelungenen Querschnitten aus einer körnigen Substanz zu bestehen, die von den Bündeln der Radialfasern durchsetzt wird. Wegen ihrer geringen Mächtigkeit wird sie zum Theil von den Fussenden der Sehzellen, von denen sie nach aussen begrenzt wird, maskirt. Fertigt man Zupfpräparate aus der mit Osmium bearbeiteten Retina an, so überzeugt man sich, dass die fragliche Schicht aus nervösen Elementen und aus Stützgewebe besteht. Die nervösen Bestandtheile werden von den horizontalen Fortsätzen der subepithelialen Ganglienzellen und von den peripherischen Fortsätzen der Ganglienzellen der mittleren Schicht (s. unten) geliefert. Wir haben bereits gesehen, dass die horizontalen Fortsätze der subepithelialen Ganglienzellen sich unmittelbar unter den kegelförmigen Fussenden der Sehzellen ausbreiten und mittelst der körnigen Klümpchen mit ihnen zusammenhängen. An gelungenen Zupfpräparaten, namentlich aus den peripherischen Theilen der Retina, erscheint die in Rede stehende Schicht im Profile als dunkle Linie, die nach aussen von an einander gereihten körnigen Klümpchen besetzt ist. Man bekommt also den Eindruck, als ob man es mit dem Querschnitte einer dünnen Membran zu thun hätte. Bei starker Vergrösserung sieht man aber deutliche Fibrillirung an der vermeintlichen Membran, und an den Rissenden erscheinen Fibrillenbündel und isolirte varicöse Fibrillen (Fig. 3 h, 48). Die ganze Schicht zeigt also zwei Lagen, eine äussere, die aus körnigen Klümpchen, und eine innere, die aus Fibrillen besteht. Diese Fibrillenbündel sind nichts anders, als die sich theilenden horizontalen Fortsätze der Ganglienzellen, die hier einen dichten Filz bilden. Obgleich die Fortsätze der Ganglienzellen sich hier innig verflechten, konnte ich, wie erwähnt, nie Anastomosen zwischen den benachbarten Ganglienzellen nachweisen. Was das Stützgewebe anlangt, so durchsetzen die radialen Bündel die Schicht der Nervenansätze ohne Netzbildung. Ich habe wenigstens nie gesehen, dass von den radialen Bündeln Fasern abgingen, die sich zwischen den Fortsätzen der Ganglienzellen netzförmig verbreiteten, wohl aber senden Radialfasern Scheiden aus, die nicht nur die Ganglienzellen, sondern auch ihre dickeren Fortsätze einhüllen. Wie weit

diese Hüllen reichen, ob sie auch die sich theilenden Fortsätze 2. und 3. Ordnung bedecken, kann ich nicht entscheiden, da letztere an Isolationspräparaten immer nackt erscheinen (Fig. 11). Verästigte platte Zellen, wie sie W. Krause beschreibt, eine membrana fenestrata konnte ich nicht finden, ebensowenig wollte es mir gelingen freie Körnchen nachzuweisen, die scheinbare Körnelung konnte an Isolationspräparaten immer auf Varicositäten der Fibrillen und Fibrillenbündel zurückgeführt werden. Da also diese Schicht bei den Ganoiden weder granulär noch gefenstert ist, so muss ich die Bezeichnungen membrana fenestrata und äussere granulirte Schicht verwerfen. Ich wähle die durch W. Müller eingeführte Bezeichnung „Schicht der Nervenansätze", weil hier die Fortsätze der Ganglienzellen durch Vermittelung der körnigen Klümpchen mit den Fussenden der Sehzellen in Verbindung treten.

Die mittlere gangliöse Schicht.

(Aeussere gangliöse Schicht Henle's, Ganglion retinae W. Müller's, innere Körnerschicht der übrigen Autoren.)

Ihrer Lage nach entspricht diese Schicht ungefähr der inneren Körnerschicht. Sie reicht von der Schicht der Nervenansätze bis an das Neurospongium. Doch bildet sie keine continuirliche Lage, sondern die Nervenzellen sind in den angegebenen Grenzen derart zerstreut, dass sie an feinen Querschnitten nur vereinzelt vorkommen und stellenweise ganz fehlen. Ein zweiter Unterschied besteht darin, dass in der inneren Körnerschicht der Autoren mindestens zweierlei Elemente zu unterscheiden sind: 1) die nervösen bipolaren Körner und 2) die zum Stützgewebe gehörigen Kerne[1]). Bei den Ganoiden fehlen dagegen die bipolaren Körner vollkommen und sind durch wohlcharacterisirte Nervenzellen ersetzt, nur die kleineren unter ihnen erinnern der Form und den Dimensionen nach an die bipolaren Körner der höheren Wirbelthiere (Fig. 51), doch auch in diesen Fällen ist immer eine deutlich ausgebildete, körnige Protoplasmaschicht vorhanden. Was die Kerne des Stützgewebes anlangt, so liegen sie gesondert als dreieckige Kernanhäufungen den Bündeln der Radialfasern an und unterscheiden sich in jeder

1) vergl. Vintschgau (7), H. Müller (8 p. 20), Schwalbe (21 p. 391), W. Krause (26 p. 163), W. Müller (22 p. LXIII—IV).

Beziehung so wesentlich von den nervösen Elementen, dass sie unmöglich in eine Schicht mit letzteren einbezogen oder gar mit ihnen verwechselt werden können. Diesem Umstande, d. h. dem characteristischen Aussehen der nervösen Elemente in der Retina der Ganoiden habe ich es zu verdanken, dass ich dem Verlaufe und den Beziehungen der nervösen Elemente zu den übrigen weiter nachgehen konnte, als es bisher an Wirbelthieren möglich war. Was zunächst die Lage der in Rede stehenden Ganglienzellen anlangt, so findet man sie zerstreut sowohl gleich unterhalb der Schicht der Nervenansätze, als etwas tiefer, oder noch näher zum Neurospongium. Endlich sieht man sie häufig in continuirlicher Reihe der äusseren Fläche des Neurospongium aufsitzen, einige von ihnen reichen sogar mit ihren Zellkörpern theilweise bis in das Neurospongium hinein. Einige von ihnen liegen den Bündeln der Radialfasern an, die meisten findet man aber in dem Raume zwischen je zwei Bündeln. — Die Grösse der Zellen ist sehr verschieden, man findet solche, die von der Schicht der Nervenansätze bis an das Neurospongium reichen (Fig. 52, 54, 55), andererseits kommen, wenn auch selten, Zellen vor, die nur aus einem Kern und einem schmalen Protoplasmasaum bestehen. Zwischen den beiden Extremen findet man Uebergangsformen. Die grossen langen Zellen, die die ganze Breite zwischen der Schicht der Nervenansätze und dem Neurospongium einnehmen, findet man häufiger in den vorderen Partien der Retina, wo die Entfernung zwischen den beiden Schichten geringer ist (Fig. 52).

Die Form der Zellen ist in den meisten Fällen eine längliche. Die grösseren Zellen erscheinen flaschenförmig, das innere Ende ist abgerundet und beherbergt den Kern, das äussere, gegen die Nervenansätze gekehrte, läuft in einen breiten, sich theilenden Fortsatz aus. Die kleineren Zellen erscheinen häufig exquisit bipolar, wobei der äussere Fortsatz immer dicker ist, als der innere, wie es Merkel[1]) für die nervösen inneren Körner nachgewiesen hat. Das Protoplasma ist körnig und verhält sich zu Osmium, Farbstoffen und Reagentien wie das Protoplasma der subepithelialen Ganglienzellen. Eine besondere Hülle konnte ich jedoch an diesen Zellen nicht nachweisen. Die 2—5 Zellfortsätze

1) Merkel, Ueber die Macula lutea des Menschen und die Ora serrata einiger Wirbelthiere. 1870.



gehen in entgegengesetzten Richtungen ab, die einen zur Peripherie zur Schicht der Nervenansätze, die anderen central gegen das Neurospongium. Wir wollen beide gesondert betrachten.

Die peripherischen Fortsätze, 1—4 an der Zahl, ent-entspringen entweder von der äusseren Zellfläche, oder wenn die Zelle spindelförmig bipolar ist, von dem äusseren Pole. Sie wenden sich immer nach aussen, d. h. gegen die äusseren Retinaschichten, müssen aber wie die Fortsätze der subepithelialen Ganglienzellen nach ihrer Lage und ihren Beziehungen zu den Elementen der Retina als a) äussere und b) seitliche oder horizontale Fortsätze unterschieden werden. — a) Die äusseren Fortsätze entspringen immer von der äusseren (gegen die Sehzellen gekehrten) Zellfläche oder von dem äusseren Pole der Zelle, sehr selten von der Basis eines seitlichen Fortsatzes. Von jeder Zelle tritt immer nur ein äusserer Fortsatz ab. Seine Länge ist verschieden, d. h. um so kürzer, je näher die Zelle zu der Schicht der Nervenansätze liegt. Ein jeder äussere Fortsatz, mag er lang oder kurz sein, verläuft geradlinig, bis an die Schicht der Nervenansätze, durchsetzt diese und verläuft zwischen den Füssen der Sehzellen bis an die membrana limitans. Hier angelangt, schliesst der Fortsatz mit einer Endanschwellung ab, die knopf- oder pinselförmig ist und sich zu den Innengliedern der Sehzellen und zu den Nadeln ebenso verhält wie wir es an den subepithelialen Ganglienzellen gesehen haben. Doch war ich nicht im Stande, eine röhrenförmige Scheide (Hülse) zu constatiren, weil die Ganglienzellen der mittleren Schicht sich gewöhnlich in Verbindung mit den äusseren Schichten isoliren und die Elemente der letzteren die Untersuchung stören. Andererseits können vollkommen isolirte Zellen dieser Schicht mit den subepithelialen Ganglienzellen verwechselt werden. Ich muss noch bemerken, dass in den Fällen, wo nur ein peripherischer Fortsatz existirt, dieser verhältnissmässig dick ist und in dem Niveau der Nervenansätze seitliche Fortsätze abgibt, die horizontal verlaufen (Fig. 49, 50, 51, 52, 53, 54).

b) Die seitlichen oder horizontalen Fortsätze entspringen in etwa 2—3 an der Zahl von der äusseren Zellfläche oder dem äusseren Zellpole und verlaufen bei tiefer Lage der Zelle anfangs nach aussen, wie der äussere Fortsatz, biegen aber an der Schicht der Nervenansätze seitlich ab und verlaufen horizontal unter den Fussenden der Sehzellen. Hier gehen sie Theilungen ein und verflechten

sich unter einander, ohne dass man jedoch Anastomosen nachweisen kann. Je oberflächlicher die Zelle liegt oder je grösser sie ist, d. h. je näher ihr äusseres Ende an die äusseren Retinaschichten heranreicht, um so kürzer sind die seitlichen Fortsätze. An den grossen, langen Zellen, die in den vorderen Partien der Retina vorkommen, biegen die in Rede stehenden Fortsätze schon an ihrer Basis in die horizontale Richtung um und verlieren sich in der Schicht der Nervenansätze (Fig. 52). Auf Fig. 49 sieht man eine grosse längliche Zelle, die durch die Präparation aus ihrer Lage luxirt ist, ihr inneres Ende ist so gedreht, dass die Zelle statt unter rechtem Winkel parallel zur Schicht der Sehzellen liegt. Das äussere Ende der Zelle zerfällt in drei Fortsätze. Einer von ihnen geht in einen Endpinsel über, der eine von den seitlichen Fortsätzen ist abgerissen, der andere geht bogenförmig in die Schicht der Nervenansätze über, und gibt einen Zweig ab, der sich wiederum theilt. Der innere (centrale) Fortsatz ist an seiner Ursprungsstelle abgerissen. Was das Verhalten der horizontalen Fortsätze zu den Sehzellen anlangt, so existiren hier dieselben Beziehungen, wie wir sie an den subepithelialen Ganglienzellen gesehen haben, d. h. die horizontalen Fortsätze verbinden sich vermittelst der körnigen Klümpchen mit den Fussenden der Sehzellen.

Die centralen oder inneren Fortätze entspringen von der inneren Zellfläche oder von dem inneren Pole der Ganglienzelle, und zwar entspringt je ein Fortsatz von jeder Zelle der mittleren gangliösen Schicht. Die Dicke und Länge des Fortsatzes hängt von der Grösse und der Lage der Zelle ab, die grösseren Zellen haben dickere und fibrillirte Fortsätze, während die dünneren Fortsätze der kleineren Zellen einen gewissen Glanz besitzen und mit Stützfasern, denen sie gewöhnlich anliegen, verwechselt werden können. Was die Länge anlangt, so ist sie um so geringer, je näher die Ganglienzelle zum Neurospongium liegt, in welches sich der Fortsatz einsenkt (Fig. 54). Dieser verläuft immer ungetheilt geradlinig bis an das Neurospongium, innerhalb welches er manchmal eine kurze Strecke zu verfolgen ist. Es ist äussert schwer die Ganglienzellen dieser Schicht mit allen ihren Fortsätzen zu isoliren, da die Retina sich bei der Maceration sehr leicht in eine äussere und innere Lamelle spaltet, wobei natürlich die Ganglienzellen der mittleren Schicht verstümmelt werden, namentlich reisst der innere Fortsatz leicht ab. — Summirt man die peripherischen

Fortsätze und vergleicht sie mit dem centralen Fortsatze, so erweist sich, dass letzterer viel dünner ist, es existirt hier also dasselbe Verhältniss, wie es Merkel (l. c.) für die bipolaren Körner der Retina höher organisirter Wirbelthiere festgestellt hat.

Aus der Beschreibung der beiden gangliösen Schichten ersieht der Leser, dass ihre Ganglienzellen sich nur durch Form und Lage unterscheiden, während die Ganglienzellenfortsätze sich in beiden Schichten gleich verhalten. Hier und dort findet man ungetheilte centrale Fortsätze (Axencylinderfortsätze), äussere Fortsätze, die in Endanschwellungen übergehen und horizontale oder seitliche Fortsätze, die mit körnigen Klümpchen besetzt sind, an denen die Fussenden der Sehzellen haften. — Die verschiedene Form der Zellen in beiden Schichten resultirt aus dem Umstande, dass sich die Ganglienzellen den gegebenen Raumverhälltnissen adaptiren. Daher sind die subepithelialen Ganglienzellen häufig keulenförmig, die anderen spindelförmig ausgezogen.

Physiologisch wichtig dürfte der Umstand sein, dass eine jede Ganglienzelle vermittelst ihrer horizontalen Fortsätze mit mehreren Sehzellen in Contact steht, während sie nur einen mit einer Endanschwellung frei endigenden äusseren Fortsatz besitzt, sowie nur einen ungetheilten centralen Fortsatz, der wahrscheinlich ihre Verbindung mit einer Nervenfaser vermittelt.

Die innere gangliöse Schicht (Fig. 1_{10}).

(Innere gangliöse Schicht Henle's, Ganglion nervi optici W. Müller, Ganglienzellenschicht der anderen Autoren.)

Leydig (6) hat bereits im Jahre 1853 die Retina des Störs beschrieben und in der inneren moleculären Schicht auf grosse Zellen mit zahlreichen Fortsätzen hingewiesen (l. c. Fig. 5 Taf. I). H. Müller (8) hat später nachgewiesen, dass die von Leydig als gangliös bezeichneten Zellen dem Stützgewebe angehören, es sind flache sternförmige Zellen, die in der Zwischenkörnerschicht liegen. W. Salensky (29) sagt, dass er beim Sterlet keine differenzirte Schicht gesehen habe, die dem ganglion nervi optici entspreche, glaubt aber, dass die im Neurospongium befindlichen Ganglienzellen, wie bei Petromyzon, dem Sehnerven angehören. — Das ist Alles was ich in der Literatur über diese Schicht in der Retina der Ganoiden gefunden habe.

Meine Untersuchungen sind, soweit sie sich auf die in Rede stehende Schicht beziehen, noch nicht abgeschlossen, doch glaube ich folgendes als gesichert mittheilen zu können. Die innere gangliöse Schicht besteht aus multipolaren Zellen, von denen ein Theil zwischen dem Neurospongium und der Nervenfaserschicht liegt, während ein anderer Theil in den beiden angrenzenden Schichten zerstreut ist, ja man findet sogar einzelne Ganglienzellen zwischen der Nervenfaserschicht und der membrana limitans interna. Die unmittelbar unter dem Neurospongium liegenden Zellen bilden keine continuirliche Schicht, wie bei anderen Thieren, sondern rücken stellenweise auseinander. Viele von ihnen liegen mit einem Theile ihres Zellkörpers in dem Neurospongium, während der übrige Theil ausserhalb dieses liegt. Form und Grösse der Zellen sind sehr verschieden. Neben sehr grossen sternförmigen (Fig. 55) oder spindelförmigen (Fig. 56) Zellen findet man kleinere von derselben Form, ausserdem stösst man auf Zellen, die nur aus einem bläschenförmigen Kerne und dünnem Protaplasmasaume bestehen. Das Protoplasma namentlich der grösseren Zellen ist deutlich fibrillär. Die Fibrillen sind um den Kern häufig concentrisch angeordnet, letzterer ist immer bläschenförmig mit einem oder mehreren Kernkörperchen. — Jede von diesen Zellen besitzt 3—6 Fortsätze. Ein Fortsatz verläuft central gegen die Nervenfaserschicht, die übrigen peripherisch, die Verlaufsweise dieser letzteren ist etwas verschieden. Liegt die Zelle nach innen von dem Neurospongium, so treten die peripherischen Fortsätze in dasselbe ein und theilen sich auf dieser Strecke, sie durchsetzen diese Schicht gerade oder in schiefer Richtung, verlaufen häufig eine Strecke weit horizontal und wenden sich schliesslich gegen die äussere Grenze des Neurospongium (Fig. 57, 55, 56). Die geraden Fortsätze sind manchmal bis an die äussere Grenze des Neurospongium zu verfolgen, wo man sie in die mittlere gangliöse Schicht eintreten sieht. Die in dem Neurospongium liegenden Zellen schicken ihre peripherischen Fortsätze ebenfalls an die äussere Grenze dieser Schicht, während an dem entgegengesetzten Zellpole ein Fortsatz nach innen gekehrt ist, ohne dass es jedoch möglich gewesen wäre, ihn bis an die Nervenfaserschicht zu verfolgen. Was die kleinsten Zellen mit rundem Kerne und wenig Protoplasma anlangt, so kann ich über den Verbleib ihrer Fortsätze nichts Sicheres mittheilen; die meisten von ihnen liegen in der Nervenfaserschicht. Hier liegen ausserdem

noch Gebilde, die ich bis jetzt nicht erwähnt habe, es sind dies runde oder ovale Zellen mit grossem, bläschenförmigem Kerne und wenig körnigem Protoplasma, sie besitzen eine glänzende, scharf umschriebene, durchsichtige Hülle, die sich in Osmium schwarz färbt. Dadurch unterscheiden sie sich sehr wesentlich von den übrigen zelligen Elementen der Retina. Isolirt man diese ovalen Gebilde, so findet man gewöhnlich an den Polen Rissstellen in der Hülle, manchmal gelingt es aber, diese Zellen in Verbindung mit dünnen, myelinhaltigen Nervenfasern zu isoliren (Fig. 58). Das sind also Ganglienzellen, die in dem Verlauf myelinhaltiger Nervenfasern eingeschaltet sind.

Bei der Untersuchung der in Rede stehenden Schicht war ich fast ausschliesslich auf Schnittpräparate angewiesen, da unsere Isolationsmethoden hier im Stiche liessen; daran ist das Neurospongium Schuld, an welchem alle Macerationsmethoden scheitern. Zur Härtung benutzte ich Osmium, Chlorgold, Chlorpalladium, Müller'sche Flüssigkeit und Alkohol. Lässt man in einer Dauer von 4—6 Stunden Trypsin auf die Schnitte einwirken, so treten die dickeren Zellfortsätze schärfer hervor, bei längerer Einwirkung werden sie aufgelöst und man sieht dann Lücken im Neurospongium (Fig. 56).

Ich habe bereits darauf hingewiesen, dass die drei gangliösen Schichten nicht abgegrenzt sind. Die Ganglienzellen sind in der ganzen Dicke der Retina zerstreut und reichen von der membrana limitans externa bis an die interna. Weiterhin hat sich ergeben, dass die Ganglienzellen in allen drei Schichten je einen Fortsatz nach innen schicken, der sich nicht theilt und als Axencylinder aufzufassen ist. Ausserdem besitzen alle Ganglienzellen protoplasmatische Fortsätze, die sich theilen und in der äusseren und mittleren gangliösen Schicht ganz gleiche Beziehungen zu den Sehzellen haben. Der äussere freie, mit einer Endanschwellung endigende Fortsatz ist auch für die beiden oben genannten Schichten constatirt. Obgleich ich über den Verbleib der Zellfortsätze aus der inneren gangliösen Schicht keine positiven Angaben machen kann, so gestatten doch, wie ich glaube, die constatirten Thatsachen ein Zusammenfassen aller Ganglienzellen in ein Ganglion retinae. Ob die bipolaren, mit myelinhaltigen Nervenfasern zusammenhängenden Zellen (Fig. 58) einem besonderen Ganglion nervi optici ausschliesslich angehören, oder ob in dieses Ganglion auch ein

Theil der im Neurospongium gelegenen Ganglienkörper einzubeziehen ist, müssen weitere Untersuchungen lehren. Ich hoffe in einer zweiten Abhandlung auf diese Frage zurückzukommen, wobei auch die Structur des Sehnerven eingehend besprochen werden soll.

III. Der Stützapparat.

Zu dem Stützapparat gehören die Radialfasern mit den beiden Grenzmembranen, die sternförmigen Zellen und das Neurospongium.

Die Radialfasern spannen sich, wie bekannt, zwischen den beiden Grenzmembranen aus, sie reichen von der membrana limitans interna bis an die Kerne der Sehzellen, durchsetzen somit fast die ganze Dicke der Retina. Sie verlaufen zu Bündeln vereinigt geradlinig, treten aber an Querschnitten der Retina nicht in allen Schichten mit gleicher Schärfe hervor. Am deutlichsten sind sie in den mittleren Schichten, wo das Gefüge der Retina viel lockerer ist. Hier sieht man die ziemlich dicken Bündel in einer gewissen Entfernung von einander verlaufen (Fig. 1e, e). Sie durchsetzen die Schicht der sternförmigen Zellen, indem sie die Räume benutzen, die zwischen den anastomosirenden Fortsätzen der sternförmigen Zellen ausgespannt sind. An der äusseren Grenze des Neurospongium werden die Bündel durch leicht tingirbare ovale Kerne gekennzeichnet, die zu dreieckigen Haufen gruppirt sind (Fig. 1f, f). Die Basis der Dreiecke ruht auf dem Neurospongium, die Spitze reicht mehr oder weniger hoch, manchmal bis zu der Schicht der Nervenansätze. Hier sieht man ein jedes Radialbündel sich fächerförmig verbreitern, die genannte Schicht durchsetzen und mit den benachbarten Bündeln ein Gewölbe bilden, das die subepithelialen Ganglienzellen aufnimmt (Fig. 1h). Auch hier liegen den Stützfasern Kerne an (Fig. 1 g_1, g oben), die aber mit den Kernen der Ganglienzellen und der Sehzellen nicht verwechselt werden dürfen. Sie erscheinen hier im Profil kleiner und dunkler gefärbt. — Verfolgt man die Radialfasern durch das Neurospongium nach innen, so sieht man die Bündel sich verbreitern, die einzelnen Fasern rücken allmählich auseinander, und eine jede von ihnen schliesst an der membrana limitans interna mit einer trompetenförmigen Verbreiterung ab. Auf diesem Wege findet man spärliche Kerne hier und da den Radialfasern anhaften (Fig. 1g').

Will man weitere Aufschlüsse über die Structur des Stützapparates erhalten, so muss man zur Maceration in Osmium und Trypsin seine Zuflucht nehmen. — An Isolationspräparaten überzeugt man sich, dass die Radialfasern die Form dünner, schmaler Bänder besitzen, die sich stellenweise verbreitern, namentlich dort, wo die Kerne liegen. In der Nähe der äusseren, wie der inneren Grenzhaut wird die Structur dieser Gebilde complicirter. Jenseits der äusseren Lage der sternförmigen Zellen, wo die bandförmigen Fasern eines Bündels fächerartig auseinander fahren, entspringen von ihnen hautartige Fortsätze, die sich zwischen die Kerne der Sehzellen hineinschieben, so dass schalenförmige Behälter entstehen, in denen die Kerne der Sehzellen liegen. Die Schalen der Stäbchenkerne sind tiefer als der Zapfen, weil die Zapfenkerne zu $^2/_3$ nach aussen von der membrana limitans liegen (Fig. 1, $_4$ 61, 3 m). Für die Füsse der Sehzellen existiren keine besondere Scheiden, wenigstens konnte ich mich niemals überzeugen, dass die Schale, in welcher das Kernstück der Sehzelle liegt, auf den Fuss der letzteren übergeht. Besondere röhrenförmige Scheiden sind hier jedenfalls nicht nachzuweisen. Die Füsse scheinen zwischen den Blättern zu liegen, die auf die Sehzellen als Schalen übergehen. Der freie Rand dieser unmittelbar an einander stossenden Schalen zeigt sich im Profile als continuirliche feine Linie (membrana limitans externa), die bei starker Vergrösserung punctirt erscheint (Fig. 5, 60). Diese Punctirung rührt von den Ansatzpuncten feiner Nadeln her, die von dem Rande einer jeden Schale entspringen. An ihrer Basis sind die Nadeln etwas dicker, als an ihrer Spitze, die bis an das äussere Ende des Zapfeninnengliedes reicht. Eine weitere Complication in dem Verhalten des Stützgewebes in den äusseren Retinaschichten wird bedingt durch die Hüllen der subepithelialen Ganglienzellen und ihrer Fortsätze, worüber ich im betreffenden Kapitel ausführlich berichtet habe. Die innern Enden der Radialfasern verbreitern sich, indem sie das Neurospongium durchsetzen, sie hängen mit letzterem nicht zusammen und isoliren sich manchmal ganz glatt aus dem feinen Filze, in dem sie stecken. Die blattförmigen Fortsätze, die man in diesem Niveau an den isolirten Radialfasern sieht, dienen nur zur Vereinigung benachbarter Fasern; sie gehen aber niemals in die feinen Fäden des Filzes über. In dem Niveau der Nervenfaserschicht, nahe an dem trompetenförmigen inneren Ende der Radialfasern,

trifft man häutige Fortsätze, die zwischen die Nervenbündel eindringen.

Die membrana limitans interna setzt sich aus den auseinanderstossenden, trompetenförmig verbreiterten, inneren Enden der Radialfasern zusammen. Verschafft man sich Flächenansichten der Grenzhaut, so sieht man an Osmiumpräparaten (Fig. 63) die Grenzen der aneinanderstossenden Enden ziemlich deutlich. An versilberten Präparaten treten die Grenzen der „Trompeten" noch schärfer hervor. Durch diese scharfen Linien wird die Grenzhaut in kleine Felder getheilt, die in Bezug auf Form und Grössse sehr variiren. Bald sind sie länglich ausgezogen, bald rundlich (Fig. 62). Weder an Osmium- noch an Silberpräparaten konnte ich hier durch Cochenille, Hämatoxylin und Carmin Kerne nachweisen.

Die Schicht der sternförmigen Zellen ist doppelt, d. h. besteht aus zwei Lagen flacher Zellen. Die obere (äussere) Lage liegt unmittelbar unter der Schicht der Nervenansätze, die untere (innere) liegt dem Neurospongium auf. Beide Lagen sind durch einen breiten Zwischenraum getrennt, verbinden sich aber durch Queranastomosen, die den Zwischenraum überbrücken (Fig 1, $_7$). — Obgleich beide Zelllagen der Oberfläche der Retina parallel liegen, so erscheinen sie doch an Querschnitten der Retina als mehr oder weniger breite Gebilde, da eben die meisten Querschnitte mehr oder weniger Schiefschnitte sind.

Die Zellen der oberen (äusseren) Lage erscheinen an Isolationspräparaten als grosse, flache Gebilde mit breiten aber kurzen Fortsätzen und concaven Rändern. Die Fortsätze benachbarter Zellen stossen unmittelbar an einander. Die Trennungslinie der an einander stossenden Fortsätze ist leicht gezackt. Man kann daher auch an vollkommen isolirten Zellen die glatten, concaven Ränder von den breiten, aber gezackten Enden der Zellfortsätze unterscheiden. An Osmiumpräparaten sind die Zellgrenzen manchmal gar nicht zu sehen, und man hat dann eine durchlöcherte Membran vor sich (membrana perforata W. Krause), in welcher Kerne eingestreut sind. Imprägnirt man die frische Retina mit einer $^1/_4$ % Silberlösung, so erscheinen die Zellgrenzen als feine

braune, etwas unebene Linien (Fig. 64). Die Löcher zwischen den Zellen erscheinen rund oder oval und dienen zum Durchtritt der Radialfasern und der Ganglienzellenfortsätze. Das Protoplasma dieser flachen, gelappten Zellen ist körnig, der Kern gross rund oder oval mit einem oder mehreren Kernkörperchen.

Die Zellen der unteren (inneren) Lage unterscheiden sich von den eben beschriebenen gelappten Zellen durch ihre ausgesprochene Sternform, die Sterne sind manchmal etwas ausgezogen, schmal, besonders beim Stör, die zahlreichen Fortsätze theilen sich vielfach und laufen in dünne Fasern aus, die unter einander anastomosiren. Durch Silber kann man keine Zellgrenzen nachweisen, wohl aber eine feine Fibrillung des Protoplasmas. In Müller'scher Lösung zeigen diese Zellen auch eine feine Strichelung, während sie in Osmium homogen glänzend erscheinen. Jede Zelle enthält einen grossen runden Kern mit einem oder mehreren Kernkörperchen (Fig. 65). Die Räume, welche von den Zellfortsätzen umgrenzt werden, sind nicht immer rund, wie in der vorhin beschriebenen Lage, sondern gewöhnlich länglich oder spaltförmig. Unsere Voraussetzung, wir hätten es hier mit „Häutchenzellen" zu thun, die einer durchlöcherten, homogenen Membran aufliegen, hat sich nicht bestätigt. Die Kerne gehören sternförmigen anastomosirenden Zellen an.

Dem Trypsin leisten die sternförmigen Zellen in beiden Lagen Widerstand, in Chlorgold färbt sich das Protoplasma intensiv, während der Kern ungefärbt bleibt, in Carmin, Cochenille und Hämatoxylin findet das Umgekehrte statt.

In dem Raume, der zwischen der äusseren und inneren Lage der sternförmigen Zellen an Querschnitten der Retina zu Tage tritt, liegt eine fein punctirte körnige Masse (Fig. 1 k), die durch die Bündel der Radialfasern in Segmente getheilt wird. Da, wo die Bündel von dem Schnitte getroffen sind, sieht man die körnige Masse sich continuirlich fortsetzen, und da letztere durch ihre zarte Körnelung an geronnene Lymphe erinnert, so kommt man auf den Gedanken, dass man es mit Canälen zu thun hat, die mit geronnener Lymphe gefüllt sind. Diese Voraussetzung wird bestätigt, wenn man die frische Retina nach der Methode von Altmann[1]) mit Oel imprägnirt und Schnitte anfertigt. Man sieht dann das Oel

1) Dieses Archiv Bd. XVI.

in den präsumirten Lymphräumen liegen. Corrodirt man solche Netzhäute, so bekommt man ein System von anastomosirenden, breiten, schwarzen Balken zu Gesicht — die Abgüsse der Lymphräume. Ich komme auf diese Verhältnisse in einer späteren Abhandlung noch zurück. Hier sei nur noch erwähnt, dass man an Retinaschnitten in der geronnenen Lymphe ziemlich grosse ovale Kerne sieht (Fig. 1, l), die manchmal in ziemlich gleicher Entfernun von einander liegen, streckenweise aber ganz fehlen (Fig. 1k). Sie gehören flachen Zellen an, deren Grenzen durch die geronnene Lymphe verdeckt werden und entsprechen den tangentialen Fulcrumzellen W. Müller's. Als viereckige kernhaltige Platten, wie sie W. Müller bei Petromyzon und Salensky beim Sterlet zeichnen, erscheinen sie nur, wenn das Gewebe in Alcohol geschrumpft ist, an Osmiumpräparaten sieht man solche Platten niemals. Ueber die Form dieser Zellen kann ich keine bestimmte Angaben machen, glaube aber, das sie an der Wandbildung der beschriebenen Lymphräume participiren.

Das Neurospongium (innere granulirte Schicht der Autoren). Diese Schicht scheint bei schwacher oder mittlerer Vergrösserung aus kleinen glänzenden Körnchen zu bestehen (Fig. 1g unten). Untersucht man aber mit Syst. 15 Hartnack, so sieht man einen feinen Filz von Fäden, deren optische Querschnitte glänzende Körnchen vortäuschen. Besonders deutlich erscheinen die anastomosirenden Fäden, wenn man die Retina mit Chromsäurelösungen bearbeitet. Dem Trypsin leistet dieser feine Filz Widerstand, was schon Kühne angiebt. Nach längerer Trypsinwirkung sieht man an Schnitten in dieser Schicht grössere und kleinere Löcher und Canäle, welche die Stellen andeuten, wo die durch das Trypsin aufgelösten Ganglienzellen mit ihren Fortsätzen lagen (Fig. 56). Zellen oder Kerne, die dem Neurospongium als solchem angehören, habe ich nicht gesehen, ebensowenig konnte ich einen Zusammenhang des feinen Filzes mit den ihn durchsetzenden Radialfasern constatiren. Ich halte den Filz nicht für nervös und adoptire für diese Schicht die von G. Retzius[1]) vertretene Ansicht.

1) Biologische Untersuchungen. 1881. Beiträge zur Kenntniss der inneren Schichten der Netzhaut des Auges.



Litteratur[1]).

1) A. Hannover: Ueber die Netzhaut und ihre Gehirnsubstanz bei Wirbelthieren, mit Ausnahme des Menschen. Arch. f. Anatomie, Physiologie und wissenschaftliche Medicin. Von J. Müller. 1840.

2) Derselbe: Recherches microscopiques sur le système nerveux. 1844.

3) W. Bowman: Lectures on the parts concerned in the operations on the eye. London 1849.

4) H. Müller: Ueber sternförmige Zellen der Retina. Verhandlungen der Physikalisch-Medicinischen Gesellschaft in Würzburg. Band II. Erlangen 1852.

5) F. Leydig: Beiträge zur mikroskopischen Anatomie und Entwicklungsgeschichte der Rochen und Haie. Leipzig 1852.

6) Derselbe: Anatomisch-histologische Untersuchungen über Fische und Reptilien. Histologisches über den Stör. Berlin 1853.

7) M. Vintschgau: Ricerche sulla struttura microscopica della Retina dell' Uomo, degli Animali vertébrati e dei Cefalopodi. Sitzungsberichte der Wiener Academie. Bd. XI, Heft 1—5. 1854.

8) H. Müller: Anatomisch-physiologische Untersuchungen über die Retina bei Menschen und Wirbelthieren. Zeitschrift für wissenschaftliche Zoologie. Bd. VIII. 1857.

9) M. Schultze: Observationes de retinae structura penitiori. Bonnae 1859.

10) H. Müller: Ueber dunkelrandige Nervenfasern in der Retina. Würzburger Naturwissenschaftliche Zeitschrift Bd. I. 1860.

11) Derselbe: Notiz über die Netzhautgefässe bei einigen Thieren. Würzburger Naturwissenschaftliche Zeitschrift. Bd. II. 1861.

12) M. Schultze: Zur Anatomie und Physiologie der Retina. Archiv für mikroskopische Anatomie. Bd. II. 1866.

13) Derselbe: Ueber Stäbchen und Zapfen der Retina. Arch. f. mikroskop. Anatomie. Bd. III. 1867.

14) A. Kölliker: Handbuch der Gewebelehre. Leipzig 1867.

15) G. Retzius: Om membrana limitans retinae interna. Med en tafla. Nordiskt Medicinskt Arkiv. Bd. III, Nr. 2. 1870.

16) M. Schultze: Stricker's Handbuch der Lehre von den Geweben. Leipzig 1871.

17) Derselbe: Ueber die Retina der Neunaugen. Sitzungsberichte d. niederrhein. Gesellsch. f. Natur- u. Heilkunde. 6. November 1871.

18) Derselbe: Ueber die Netzhaut des Störes. Ebenda. 2. December 1872.

1) Dieses Verzeichniss enthält nur die Arbeiten, in welchen ich Angaben über die Retina der Fische gefunden habe.

19) P. Langerhans: Untersuchungen über Petromyzon Planeri. Freiburg i. Br. 1873.

20) M. Reich: Zur Histologie der Hechtretina. Arch. f. Ophthalmologie. Bd. XX. Abtheilung I. 1874.

21) G. Schwalbe: Handbuch der gesammten Augenheilkunde von Gräfe und Sämisch. Capitel IV. Bd. I. 1874.

22) W. Müller: Ueber die Stammesentwicklung des Sehorgans der Wirbelthiere. Leipzig 1874.

23) Henle: Eingeweidelehre. 1875.

24) A. Hannover: Oiets Nethinde, en histologisk, historisk-kritisk og physiologisk Undersogelse. Med 6 Kobbertavla. Vidensk. Selsk. Skv. 5. Rakke, naturwidenskab. og mathem. Afdel. 11. Bd. II. Kjobenhavn 1875.

25) W. Krause: Die Nervenendigung in der Retina. Arch. f. mikroskop. Anatomie. Bd. XII. 1876.

26) Derselbe: Allgemeine und mikroskopische Anatomie. Hannover 1876.

27) C. Heinemann: Beiträge zur Anatomie der Retina. Archiv f. mikroskop. Anatomie. Bd. XIV. 1877.

28) G. Denissenko: Zur Frage über die Structur 1. der äusseren Körnerschicht, 2. der Schicht der Ganglienzellen der Netzhaut, 3. der Gefässe in der Netzhaut der Fische. Medizinskoje Obosrenije. Bd. XIII. Januar 1880 (russisch).

29) W. Salensky: Entwicklungsgeschichte des Sterlets (Acipenser ruthenus). Theil II, Bd. X, Heft 2. Arbeiten der Naturforscher-Gesellschaft an der Universität Kasan. 1880 (russisch).

30) W. Kühne und Sewall: Zur Physiologie des Sehepithels. Untersuchungen aus dem physiologischen Institut der Universität Heidelberg. Bd. III, Heft 3 und 4. 1880.

31) W. Krause: Ueber die Retinazapfen der nächtlichen Thiere. Archiv f. mikroskop. Anatomie. Bd. XIX, Heft 2. 1881.

32) G. Retzius: Beiträge zur Kenntniss der inneren Schichten der Netzhaut des Auges. Biologische Untersuchungen. Herausgegeben von Professor Dr. G. Retzius. 1881.

33) H. Virchow: Ueber Fischaugen. Verhandl. d. Würzburger phys.-med. Ges. 1881.

34) G. Denissenko: Einiges über den Bau der Netzhaut des Aales. Arch. f. mikroskop. Anatomie. Bd. XXI, Heft 1. 1882.

35) L. Ranvier: Traité technique d'Histologie. Fascicule VI. 1882.

36) E. Berger: Beiträge zur Anatomie des Sehorganes der Fische. Morphologisches Jahrbuch. Bd. VIII, Heft 1. 1882.

Erklärung der Abbildungen auf Tafel XVII, XVIII und XIX.

Die meisten Abbildungen sind nach Osmiumpräparaten unter Benutzung von Hartnack S. 9, Oc. 3 angefertigt. Wenn andere Vergrösserungen und Methoden benutzt wurden, so wird es besonders erwähnt.

Fig. 1 ist aus einer grösseren Anzahl von Schnitt- und Zupfpräparaten zusammengestellt, ist also in den einzelnen Theilen naturgetreu; nur die Zusammenstellung ist schematisch. Sie stellt einen Querschnitt aus der Retina eines Störes dar. Hartnack S. 9 Oc. 3. 1. Pigmentschicht; 2. Stäbchen und Zapfen; 3. Körnerschicht. 4. Membrana limitans externa; 5. subepitheliale gangliöse Schicht; 6. Schicht der Nervenansätze; 7. Schicht der sternförmigen Zellen; 8. mittlere gangliöse Schicht; 9. Neurospongium (in der Figur steht irrthümlicher Weise g statt 9); 10. innere gangliöse Schicht: 11. Nervenfaserschicht; 12. Membrana limitans interna; a Fortsätze der Pigmentzellen; b Nadeln am Rande der m. limit. ext.; c Schalen für die Stäbchenkerne; d Schalen für die Zapfenkerne; e Bündel der Radialfasern; f dreieckige Kernhaufen an den Radialfasern; g Kerne, die den Arcaden h anliegen; g^1 Kerne an den inneren Enden der Radialfasern; i trompetenförmige Enden der Radialfasern nach Trypsinpräparaten gezeichnet; k mit geronnener Lymphe gefüllte Räume; l tangentiale Fulcrumzellen W. Müller's (Kern), m Kapsel für eine subepitheliale Ganglienzelle.

Fig. 2. a bis g Stäbchen aus der Retina des Störs und des Sterlets mit verschieden geformten Füssen und Endkegeln, an denen die körnigen Klümpchen haften (conf. Text); h Stäbchen, von dessen Endkegel ein dünner Zweigfuss abgeht, der ebenfalls mit einem kleinen Endkegel nebst körnigem Klümpchen abschliesst. Hartn. S. 11 Oc. 3; g dasselbe Verhalten, nur ist der Hauptfuss länger; i Stäbchen mit Fuss und Endkegel; von dem körnigen Klümpchen entspringt ein feiner varicöser Faden und eine dickere Faser. Das körnige Klümpchen wird von einem hellen Saume umgeben. Hartn. 11 Oc. 3; k Stäbcheninnenglied mit den Fäden der Rindenschicht (Hoffmann); k′ Stäbchenaussenglied mit Andeutung der Plättchenstructur und abgehobener Membran.

Fig. 3 a, b, d, e, f, g, h, i, k, y, z, α, β, γ, ϑ, ν, μ Zapfen aus der Retina des Störs und des Sterlets; a, f und δ enthalten linsenförmige Körper, die übrigen nur Fetttropfen und Ellipsoide. Die Füsse sind verschieden lang, manchmal verzweigt, mit einem Endkegel und körnigen Klümpchen versehen (conf. Text); c Zapfen, dessen Ellipsoid mehrere kleine Fetttropfen enthält, der linsenförmige

Körper liegt zwischen Kern und Fuss und enthält ebenfalls einen Fetttropfen; l. Zapfen, dessen Aussenglied von einer Membran umgeben wird, die Plättchen sind aus ihrer Lage gerückt. Hartn. S. 11. Oc. 3; m und m′ Zapfen in Verbindung mit einer Radialfaser, der Zapfenkern liegt zum Theil in einer Schale, deren Rand mit Nadeln besetzt ist; tiefer liegen zwei grössere, leere Schalen, aus denen Stäbchenkerne herausgefallen sind, bei m ist auch der Zapfenfuss zu sehen. Hartn. S. 11. Oc. 3; x, man sieht den Uebergang der Rindenschicht von dem Innengliede auf das Aussenglied. Zapfeninnenglied mit den Fäden Hoffmanns; n, o, p, q Zapfen mit körnigen Klümpchen, von denen längere oder kürzere varicöse Fäden abgehen; diese hängen bei p mit einem zweiten Klümpchen zusammen; δ. abgerissener Zellfortsatz, an dem ein Zapfen und ein abgerissener Endkegel haften.

Fig. 3A u. B Flächenansichten von Stäbchen und Zapfen. S. den Text.

Fig. 4. Flächenansicht subepithelialer Ganglienzellen; zwischen ihnen sieht man die Endkegel der Sehzellen, von denen zwei mit Zapfen zusammenhängen, ein Zapfen enthält zwei Fetttropfen und einen linsenförmigen Körper.

Fig. 5. Subepitheliale Ganglienzelle mit fibrillärem, horizontalem Fortsatze (der von den Füssen der Sehzellen überbrückt wird), und einem inneren Fortsatze.

Fig. 6. Subepitheliale Ganglienzelle mit langem, innerem Fortsatze, die horizontalen Fortsätze sind abgerissen.

Fig. 7. Subepitheliale Ganglienzelle, deren äusserer Fortsatz in einen Pinsel übergeht. An dem Zapfen sieht man die Rinde des Innengliedes als Membran auf das Aussenglied übergehen. S. 11. Oc. 3.

Fig. 8. Subepitheliale Ganglienzelle mit einem äusseren Fortsatze, dessen Endknopf in ein Haar ausläuft; da, wo der Endknopf anliegt, ist das Stäbcheninnenglied eingedrückt; ausserdem sieht man Stützfasern mit Kern und Nadeln an der Grenzhaut.

Fig. 9. Subepitheliale Ganglienzelle mit innerem und äusserem Fortsatze; bei letzterem ist die Endanschwellung abgerissen; links ein Bündel Radialfasern mit Sehzellen. Hartn. S. 11. Oc. 3.

Fig. 10. Zwei subepitheliale Ganglienzellen; von der grösseren geht ein fibrillärer, horizontaler und innerer Fortsatz ab. Hartn. S. 11. Oc. 3.

Fig. 11. Subepitheliale Ganglienzelle vollkommen isolirt, kenntlich durch den kurzen äusseren Fortsatz, der mit einem Endpinsel (c) abschliesst; a innerer Fortsatz; an den sich theilenden horizontalen Fortsätzen (b) sieht man körnige Klümpchen haften.

Fig. 12. Subepitheliale Ganglienzelle mit sehr langem und dickem horizontalem Fortsatze, der zwischen den Kernen der Sehzellen und den körnigen Klümpchen hinwegzieht. Von der anderen Seite — eine kleinere Ganglienzelle; a — Stützfasern.

Fig. 13. Subepitheliale Ganglienzelle; die horizontalen Fortsätze sind mit körnigen Klümpchen und Endkegeln besetzt, von denen die Füsse der Sehzellen abgerissen sind; der innere Fortsatz verliert sich im Neurospongium. Die blassen Kerne gehören Stützfasern an.

Fig. 14. Subepitheliale Ganglienzelle mit Endpinsel, der in ein Haar ausläuft und von den Nadeln der membrana limitans umstellt ist.

Fig. 15 u. 16. Subepitheliale Ganglienzellen mit zahlreichen Fortsätzen, bei 15 kurz abgerissen, bei 16 — ein Fortsatz mit körnigen Klümpchen in Verbindung und Fetttröpfchen im Zellprotoplasma.

Fig. 17. Vollkommen isolirte subepitheliale Ganglienzelle mit äusserem und langem innerem Fortsatze; ersterer geht in eine Endanschwellung über, die mit einem Haare versehen ist; a derselbe Fortsatz bei Immersion. S. 11. Oc. 3. Da die Zelle jetzt anders liegt, so heben sich die Nadeln der membr. limit. besser ab.

Fig. 18. Subepitheliale Ganglienzelle mit dickem fibrillärem Fortsatze, der bis an das Neurospongium reicht.

Fig. 19. Subepitheliale Ganglienzelle in Verbindung mit einem Stücke der m. l. e.; der äussere Zellfortsatz geht in einen Endpinsel über, links sieht man eine zweite Endanschwellung, deren Fortsatz abgerissen ist.

Fig. 20. Subepitheliale Ganglienzelle mit innerem, horizontalem und äusserem Fortsatze, der in eine Endanschwellung übergeht.

Fig. 21. Subepitheliale Ganglienzelle mit kurzem äusserem Fortsatze, der in eine Endanschwellung übergeht. Die Zelle ist z. Th. von einer Kapsel umgeben, die auf den Fortsatz übergeht; rechts Nadeln und Stützfasern.

Fig. 22. Subepitheliale Ganglienzelle, deren äusserer Fortsatz einem Stäbchen anliegt; die Endanschwellung ist mit einem Haare versehen.

Fig. 23. Subepitheliale Ganglienzelle mit äusserem Fortsatze, der in einen dünnen, langen Endpinsel mit varicösem Haare übergeht. An der Basis des Pinsels haftet ein glänzender Ring mit Nadeln von der m. l. e.

Fig. 24. Subepitheliale Ganglienzelle, von deren horizontalem Fortsatze ein äusserer Fortsatz mit Endpinsel abgeht; an der Basis des letzteren sieht man einen hellen Ring mit Fetzen der Grenzhaut.

Fig. 25. Subepitheliale Ganglienzelle mit äusserem Fortsatze, der in einen Endpinsel übergeht; die Zellkapsel ist zum Theile erhalten und geht an der Basis des Pinsels in einen glänzenden Ring über, an welchem einige Nadeln haften.

Fig. 26. Zapfen mit abgerissenem Fusse; der äussere Fortsatz einer Ganglienzelle, dessen Endanschwellung nicht zu sehen ist, weil sie an der vom Beobachter abgewendeten Zapfenfläche haftet, kann fälschlich als Zapfenfuss gedeutet werden.

Fig. 27. Zapfen mit abgerissenem Fusse; der äussere Fortsatz einer Ganglien-

zelle haftet mit seiner Endanschwellung an dem Zapfen, die durchsichtige Kapsel hat sich von der Zelle abgehoben und geht auf die Zellfortsätze über; b dieselbe Zelle anders gelagert; a horizontaler Fortsatz.

Fig. 28. Endpinsel mit deutlicher fibrillärer Structur in einen varicösen Faden auslaufend, der zugehörige Zellfortsatz abgerissen, der glänzende Ring an der Grenzhaut mit den Nadeln erhalten; rechts zwei Stäbchen und ein gut erhaltener Zapfen mit Aussenglied.

Fig. 29. Subepitheliale Ganglienzelle, deren äusserer Fortsatz in einen gespaltenen Pinsel ausläuft.

Fig. 30. Subepitheliale Ganglienzelle, deren äusserer Fortsatz mit einem haartragenden Knopfe abschliesst.

Fig. 31. Subepitheliale Ganglienzelle mit haartragendem Endknopfe und abstehender Kapsel; a horizontale Fortsätze.

Fig. 32. Subepitheliale Ganglienzelle, deren Endknopf fast unmittelbar von dem Zellkörper entspringt; der glänzende Ring, mit dem die limit. ext. abschliesst, ist erhalten. Die Nadeln erscheinen bei verschiedener Einstellung in verschiedener Anzahl.

Fig. 33 u. 34. Zwei Ganglienzellen mit Endknöpfen. Vertiefungen an den entsprechenden Stellen in der Substanz der Stäbchen.

Fig. 35. Kolbenförmiger äusserer Fortsatz einer subepithelialen Ganglienzelle.

Fig. 36. Das pinselförmige Ende eines äusseren Ganglienzellenfortsatzes wird von dicht stehenden Nadeln umgeben; man sieht ausserdem einen Fetzen der Grenzhaut.

Fig. 37. Subepitheliale Ganglienzelle, die sich von der Kapsel zurückgezogen hat; in Folge dessen ist der äussere Fortsatz aus seiner Hülse in die Zellkapsel hineingezogen und der Endknopf eingeklemmt worden; a horizontaler Fortsatz. Hartnack S. 11. Oc. 3.

Fig. 38. Subepitheliale Ganglienzelle. Ein Theil der Zellkapsel ist erhalten und geht als Hülse auf den äusseren Fortsatz über. Der Knopf steckt ausserhalb der Hülse. Hartn. S. 11. Oc. 3.

Fig. 39. Subepitheliale Ganglienzelle mit horizontalem und innerem Fortsatze, letzterer reicht bis an das Neurospongium; der äussere Fortsatz ist abgerissen.

Fig. 40. Subepitheliale Ganglienzelle, an deren horizontalen Fortsätzen körnige Klümpchen mit Endkegeln haften.

Fig. 41. An dem dünnen horizontalen Fortsatze einer subepithelialen Ganglienzelle haftet ein Endkegel mit körnigem Klümpchen; von diesem treten varicöse Fäden ab, die unmittelbar in den fibrillären Fortsatz übergehen.

Fig. 42. Subepitheliale Ganglienzelle. Der innere Fortsatz reicht bis an das Neurospongium; an dem horizontalen Fortsatze haftet ein Zapfen, an dem äusseren Fortsatze sieht man einen Endpinsel. 42a dieselbe Zelle anders gelagert; b äusserer Fortsatz.

Fig. 43. Subepitheliale Ganglienzelle in Verbindung mit einem Zapfen.

Fig. 44. Zapfen mit doppeltem Endkegel; der kleinere Kegel steht mit dem feinen Zweige eines horizontalen Ganglienzellenfortsatzes in Verbindung; a. und b. bei verschiedener Lage gezeichnet.

Fig. 45 u. 47. Subepitheliale Ganglienzellen, deren innere Fortsätze den Bündeln der Radialfasern unmittelbar anliegen und daher schwer von ihnen zu unterscheiden sind; nur der Zusammenhang mit der Zelle giebt Gewissheit.

Fig. 46. Subepitheliale Ganglienzelle mit sehr langem innerem Fortsatze, der bis an das Neurospongium reicht.

Fig. 48. Sehzellen mit Füssen und Endkegeln in Verbindung mit der Schicht der Nervenansätze (äussere granulirte Schicht). Isolationspräparat.

Fig. 49. Ganglienzelle aus der mittleren gangliösen Schicht, aus ihrer normalen Lage verschoben; sie liegt daher unter rechtem Winkel zu den Stützfasern, der innere Fortsatz in der Nähe des Zellkerns abgerissen; der äussere Fortsatz aus seiner Lage zwischen den Sehzellen luxirt, endigt mit einer pinselförmigen Anschwellung. Der eine horizontale Fortsatz ist abgerissen, der andere theilt sich und verliert sich zwischen den körnigen Klümpchen in der Schicht der Nervenansätze.

Fig. 50. Ganglienzelle, deren äusserer Fortsatz zwischen den Kernen zweier Stäbchen liegt und jenseits der m. lim. ext. eine pinselförmige Endanschwellung besitzt.

Fig. 51. Ganglienzelle aus der mittleren gangliösen Schicht, deren peripherischer Fortsatz sich theilt, der eine Zweig ist kurz abgerissen, der andere verliert sich in der Schicht der Nervenansätze, unterhalb der Endkegel. Der innere Fortsatz verschwindet im Neurospongium. Die blassen oblongen Kerne gehören den Stützfasern (a) an. Ausserdem sieht man an und in dem Neurospongium je eine Ganglienzelle mit körnigem Protoplasma und rundem Kerne.

Fig. 52. Zwei grössere Ganglienzellen aus der mittleren gangliösen Schicht, sie reichen von dem Neurospongium bis an die Schicht der Nervenansätze; aus dem peripherischen Theile der Retina.

Fig. 53. Zwei Ganglienzellen (aa) aus der mittleren gangliösen Schicht, die inneren (centralen) Fortsätze sind abgerissen, die peripherischen Fortsätze reichen bis an die Nervenansätze.

Fig. 54. Ganglienzelle (b) aus der mittleren gangliösen Schicht, der peripherische Fortsatz reicht bis an die Schicht der Nervenansätze, der centrale ist kurz abgerissen. a Bündel von Radialfasern mit Kernen.

Fig. 55. Querschnitt aus der Retina des Störes. In Chromsäure gehärtet und mit Chlorgold gefärbt. Man sieht mehrere Ganglienzellen (a), die z. Th. im Neurospongium (c), z. Th. ausserhalb desselben liegen. An der grossen Zelle sieht man einen centralen und drei peripherische Fortsätze, die fast bis an den äusseren Rand des Neurospongiums

reichen. b Dreieckige Kernanhäufungen, die den Radialfasern angehören.

Fig. 56. Querschnitt aus der Retina des Acipenser Huso. Müller'sche Flüssigkeit und darauf Trypsin. Man sieht im Neurospongium grössere und kleinere Löcher, die den Stellen entsprechen, wo die aufgelösten Ganglienzellenfortsätze lagen. Ausserdem sieht man eine sehr grosse Ganglienzelle, deren Fortsätze noch erhalten sind, der eine von ihnen reicht bis an die Oberfläche des Neurospongiums.

Fig. 57. Querschnitt aus der Retina des Sterlets. Müller'sche Flüssigkeit und Trypsin. Man sieht in der inneren gangliösen Schicht eine grosse Ganglienzelle, deren peripherischer Fortsatz fast die ganze Dicke des Neurospongiums durchsetzt.

Fig. 58. Bipolare Ganglienzelle, deren Fortsätze in myelinhaltige Nervenfasern übergehen. Isolirt aus der inneren gangliösen Schicht.

Fig. 59. Subepitheliale Ganglienzelle, deren oberer Theil im Gewölbe (Kapsel) liegt. Das abgerissene Ende des inneren Fortsatzes liegt dem Kerne einer Stützfaser an.

Fig. 60. Schalenförmige Behälter für die Kernstücke der Sehzellen; in einer Schale ist noch ein Kern enthalten. An der Grenzhaut, d. h. am freien Rande der Schalen sieht man Nadeln.

Fig. 61. Zapfen in Verbindung mit einer Radialfaser.

Fig. 62. Membrana limitans interna mit Arg. nitric. ($^1/_4$ %) behandelt.

Fig. 63. Membrana limitans interna — Osmium. Bündel myelinhaltiger Nervenfasern.

Fig. 64. Sternförmige (gelappte) Zellen aus der oberflächlichen Lage. Zellgrenzen mit Silber ($^1/_4$ %) dargestellt.

Fig. 65. Sternförmige Zellen aus der tiefen (inneren) Lage. (Ammonium bichromicum 5 %.)

Fig. 66. Schema der Nervenendigungen in der Retina der Ganoiden.

(Aus dem anatomischen Laboratorium in Bonn.)

Ueber den Bau und die Thätigkeit der Gasteropodenleber.

Von

Dr. **Dietrich Barfurth.**

Hierzu Tafel XX.

I. Mittheilung.

Die Untersuchungen, deren Ergebnisse ich in den folgenden Blättern mittheile, wurden während der Jahre 1880/82 im hiesigen anatomischen und theilweise im chemischen Institut angestellt. Herr Professor Dr. Freiherr von la Valette St. George und Herr Professor Dr. Nussbaum haben mich beständig bei meiner Arbeit unterstützt, wofür ich Ihnen vor allen Dingen meinen herzlichen Dank sage. Herrn Geheimrath Professor Dr. A. Kekulé bin ich ebenfalls zu grossem Dank verpflichtet, da er mir in freundlichster Weise die Ausführung des chemischen Theils dieser Arbeit in seinem Institute und unter seiner Leitung gestattete.

Mein Ziel war, durch vergleichend anatomische und physiologische Untersuchungen einen Einblick in den feineren Bau und die Leistung eines Organs zu gewinnen, welches allein durch seine Grösse beweist, dass es von hervorragender Bedeutung für den ganzen Organismus sein muss. Sehr bald ergab sich, dass die Unterschiede im Bau desselben bei den verschiedenen Gattungen in engstem Zusammenhange standen mit der eigenthümlichen Organisation des ganzen Thieres und vor allen Dingen mit seiner Lebensweise. Ich war deshalb nicht gezwungen die einzelnen Gruppen der Gasteropoden[1]) durch das ganze System zu verfolgen, wohl

1) Ich folge der Troschel'schen Eintheilung der Cephalophoren in Heteropoden, Gasteropoden und Pteropoden (Troschel, Handbuch der Zoologie. Berlin 1871, p. 590).

aber erschien es mir geboten, ganz bestimmte biologische Eigenthümlichkeiten bei der Wahl der Objecte zu berücksichtigen, also namentlich das Vorhandensein oder Fehlen eines Gehäuses, eines Deckels (Operculum), eines Winterdeckels (Epiphragma), das Leben auf dem Lande, im Wasser oder in beiden Medien. Da mir der Aufenthalt am Meer vorläufig unmöglich war, so musste ich mir die Untersuchung der anderen Gruppen der Kopffüssler versagen und mich auf das mir nahe liegende Material beschränken. Demgemäss kamen bis jezt zur Untersuchung die Gattungen: Arion, Helix, Limax, Cyclostoma, Lymnaeus, Planorbis, Succinea. Vorläufige Mitheilungen über meine Arbeiten erschienen im Zoologischen Anzeiger 1880 und 1881.

Nach den Quellen die mir zu Gebote stehen, ist der vortreffliche Swammerdam[1]) der erste Naturforscher gewesen, der die Schneckenleber einer genaueren Untersuchung würdigte und der auch hier seine Begabung für die Beobachtung der organischen Natur bewährte. Er beschreibt und zeichnet richtig die Lage der Leber, ihre Gestalt, ihr Lageverhältniss zum Darm, die Eintheilung in Lappen (Lobos), die Gefässe der Leber, die Gallengänge, die Einmündung in den Darm, ihre Farbe und Härte, er prüft den Geschmack der Galle und findet richtig keine „merkelyke bitterheid“; nebenbei bemerkt, hält er die Leber für denjenigen Theil, der „het alder aangenaamste in een gekookte Slak smaakt“, was auch moderne Kenner der feineren Küche bestätigen.

Cuvier[2]), der in seinen „Mémoires pour servir à l'histoire et à l'anatomie des mollusques“ vielfach über Swammerdam hinausging, ist in der Kenntniss der Leber nicht weiter gekommen. — Specialarbeiten über den Bau der Schneckenleber unter Zuhülfenahme des Mikroscopes und chemischer Reagentien wurden von Schlemm, Karsten und Meckel geliefert. Schlemm[3]) hat in seiner verdienstvollen Schrift die Lage, Gestalt und den Bau der

1) Jan Swammerdam, Bybel der Natuure, Leyden 1737, p. 123 und Tab. IV, V, VI. Es ist hier die „Wyngaartslak“, Helix pomatia, behandelt. Cuvier bemerkt von dieser Beschreibung: „elle peut encore être considérée aujourd'hui comme ce que nous avons de mieux sur ce sujet.“

2) Cuvier, Mémoire sur la limace et le colimaçon. Paris 1817. Leçons d'anatomie comparée, Paris 1837. T. V p. 87 und 88.

3) Schlemm, de hepate ac bile crustaceorum et molluscorum quorundam. Dissert. Berlin 1844.

Leber im allgemeinen, sowie ihre Gefässe und Nerven dargestellt, auch einiges über seine mikroscopischen und chemischen Befunde an derselben mitgetheilt.

Karsten[1]) sieht „lobos minores minimosque"; . . . bei stärkerer Vergrösserung „varietatem cellarum vesicularumque cognoscimus qua bilis praeparatur"; nach der Injection „ductum communem excretorium arboris modo in ramos dividi, finesque ejus extremos in vesiculas vel folliculos exire cognoscimus" (p. 304). Auch beschreibt er die Veränderungen, die er an den Zellen bei Einwirkung verschiedener Reagentien wahrnahm (p. 305—307).

Meckel[2]) verfolgte bei seiner Arbeit den bestimmten Zweck, „die Epithelialzellen der Drüsen als die eigentlichen Stätten der chemischen Wirksamkeit darzustellen"); demgemäss wandte er seine Aufmerksamkeit besonders den einzelnen Zellen zu und suchte ihren Inhalt durch Anwendung von Reagentien zu bestimmen.

In wiefern die Angaben Schlemm's, Karsten's und Meckel's auch heute noch gültig sind, wird am geeigneten Orte hervorzuheben sein.

Einen grossen Schritt weiter that Leydig[3]) in seiner berühmt gewordenen Abhandlung „Ueber Paludina vivipara", indem er die Entwicklung der Leber — wie der übrigen Organe des Thieres — darstellte. Er sah die erste Bildung der Leber in der Zeit, „wenn das Innere des Embryo sich zu einer Höhle aufhellt" (p. 167), verfolgte die Bildung der Zellen, der Follikel, der Tunica propria, der Gallengänge und beschrieb den Inhalt der Zellen sowie die Bildung des Secrets. Später sind meines Wissens wichtigere Specialarbeiten über die Gasteropodenleber nicht erschienen. Moquin-Tandon[4]) beschränkt sich darauf, makroscopische Unter-

---

1) Dr. H. Karsten, Disquisitio microscopica et chemica hepatis et bilis crustaceorum et molluscorum. Nov. Act. Acad. Caes. Leop. Carol. naturae curiosorum XXI. 1845.

2) Meckel, Mikrographie einiger Drüsenapparate der niederen Thiere. Müller's Archiv 1846.

3) Leydig, Ueber Paludina vivipara. Ein Beitrag zur näheren Kenntniss dieses Thieres in embryologischer, anatomischer und histologischer Beziehung. Zeitschr. f. wissenschaftl. Zoologie. 1850.

4) Moquin-Tandon, Histoire naturelle des mollusques terrestres et fluviatiles de France. Paris 1855.

schiede bei verschiedenen Gattungen anzugeben und reproducirt im übrigen grösstentheils die Angaben Cuvier's (p. 51—53).

Bei Milne Edwards[1]) und Huxley[2]) finde ich über unsern Gegenstand nichts erwähnenswerthes. Bronn[3]) gibt in seinem grossen Werke die Mittheilungen Schlemm's, Karsten's, Meckel's etc. wieder.

In der jüngsten Zeit sind nun unsere Anschauungen über die Verdauung bei den Wirbellosen und über die Rolle, die gewisse Anhangsdrüsen des Darmes bei derselben spielen, in ein neues Stadium getreten. Von mancher dieser Drüsen, die bisher ohne Anstand als „Leber" bezeichnet wurde, ist physiologisch dargethan, dass sie nicht als „Leber" schlechtweg, sondern als die Vereinigung einer Leber mit einem „Pankreas", d. h. als „Hepatopancreas" aufzufassen ist.

Ich würde indessen schon von einem anderen Autor Gesagtes wiederholen müssen, wollte ich auf diesen Gegenstand im allgemeinen hier näher eingehen; was darüber mitzutheilen ist, hat Max Weber in der Einleitung zu seiner schönen Untersuchung „Ueber den Bau und die Thätigkeit der sogen. Leber der Crustaceen"[4]) gesagt, weshalb ich mich mit dem Hinweis auf jene Einleitung begnügen kann.

Was nun die Leber der Gasteropoden speciell betrifft, so war schon vor längerer Zeit die Ansicht ausgesprochen, dass diese Drüse zwar wie bei den Wirbelthieren wesentlich als Excretionsorgan aufzufassen sei, dass sie aber auch die Verdauung zu vermitteln habe. So finde ich schon bei Bronn folgende die Hinterkiemer betreffende Stelle[5]): „die Verdauung kommt zweifelsohne dem Magen unter der Einwirkung des Secretes der in ihm sich öffnenden Gallengefässe zu."

---

1) Milne Edwards, leçons sur la physiologie et l'anatomie comparée. Paris 1859.

2) Huxley, Grundzüge der Anatomie der wirbellosen Thiere. Uebersetzt von Spengel. Leipzig. 1878.

3) Bronn, Klassen und Ordnungen der Weichthiere. Fortgesetzt von Keferstein. III. Bd. 2. Abth. Leipzig und Heidelberg 1862—66.

4) Max Weber, Ueber den Bau und die Thätigkeit der sog. Leber der Crustaceen. Arch. f. mikroscop. Anatomie Bd. XVII.

5) Bronn a. a. O. p. 758. Die Angabe bezieht sich speciell auf die Hinterkiemer, Opisthobranchia M. E., die bei Bronn eine Abtheilung seiner „Gastropoda" (Cuvier) bilden.



Bestimmte Versuche über die Verdauungskraft dieses Secrets wurden aber, soviel ich sehe, erst von Claude Bernard[1]) Krukenberg[2]) und Fredericq[3]) angestellt. Die Arbeiten dieser Forscher, die auf dem Gebiete der vergleichenden Physiologie bahnbrechend waren, sind für mich vielfach die Grundlage meiner Untersuchungen gewesen.

Die Gattung Arion.

Von dieser Gattung kam fast ausschliesslich die Species Arion empiricorum zur Untersuchung, nur vereinzelt fand ich im Siebengebirge auch A. subfuscus.

Ausser den bekannten gelben, braunen, rothen und schwarzen Individuen der Species A. empiricorum fand ich bei Bonn auch dreimal ein Thier von schöner blau grauer Farbe, so dass ich zuerst den Arion hortensis[4]) vor mir zu haben glaubte. Das gänzliche Fehlen einer schwärzlichen Seitenbinde aber wies darauf hin, dass es nur eine allerdings seltene Farbenvarietät des Arion empiricorum sein konnte. Ich fand diese Thiere an einer feuchten Stelle unter Holzstämmen. Was die Verschiedenartigkeit in der Farbe des Arion empiricorum anbetrifft, so muss ich im Allgemeinen Leydig's[5]) Ansicht beistimmen, dass das Dunkelwerden

---

1) Claude Bernard, Leçons de physiologie expérimentale 1856. Mémoire sur le pancréas. Supplément aux Comptes rendus. 1856. T. I.

2) Krukenberg, I) Versuche zur vergleich. Physiologie der Verdauung u. s. w. Untersuchungen aus dem physiologischen Institut der Universität Heidelberg. Bd. I Heft 4.

II) Vergleichend-physiologische Beiträge zur Kenntniss der Verdauungsvorgänge. Unters. aus dem physiolog. Institut der Universität. Heidelberg. Bd. II Heft 1.

III) Ueber die Verdauungsvorgänge bei den Cephalopoden, Gasteropoden und Lamellibranchiaten. Untersuchungen etc. Bd. II Heft 4.

3) Fredericq, Sur la digestion des albuminoides chez quelques invertébrés. Bulletins de l'Acad. roy. de Belgique. T. 46. 1882.

4) In der Bezeichnung der Species folge ich der von Leydig (Die Hautdecke und Schale der Gasteropoden etc. p. 265 ff.) angegebenen Systematik der einheimischen Limacinen. — Die Arbeit findet sich in Troschel's Archiv für Zoologie 42. Jahrgang 1876.

5) Leydig, Ueber Verbreitung der Thiere im Rhöngebirge und Main-

der Thiere „mit grosser Feuchtigkeit des Aufenthaltsortes in Verbindung“ steht, jedoch findet man auch einmal an demselben Orte dicht beieinander ganz helle und ganz schwarze Individuen und Leydig hat ohne Zweifel Recht, wenn er ausser der Feuchtigkeit schlechthin doch auch der besonderen Bodenbeschaffenheit und ausserdem einer inneren Anlage oder Empfänglichkeit des Organismus gegenüber äusseren Einwirkungen einen Einfluss auf die Färbung einräumt [1]).

An dieser Stelle mag bemerkt sein, dass die Farbe der Leber mit der Farbe der Haut des betreffenden Thieres in einer gewissen Beziehung steht: die Leber der dunkel pigmentirten Schnecken ist in der Regel ebenfalls dunkel, die der helleren zeigt eine hellere Farbe; freilich hat diese Regel sehr viele Ausnahmen.

Die Lage der Leber [2]) von Arion in der Bauchhöhle, ihre Zusammensetzung aus fünf Lappen, das Lageverhältniss der Darmwindungen zu diesen Lappen „entre lesquels ils sont placés et auxquels ils sont fixés par de la cellulosité et par les nombreux vaisseaux“ (Cuvier), die Vereinigung der Gallengänge aus den drei vorderen und den zwei hinteren Lappen zu je einem Ausführungsgang, welche beiden Ausführungsgänge zu beiden Seiten in den sogenannten Pylorus einmünden, kurz alle gröberen Verhältnisse sind von den oben erwähnten Autoren so oft und so gut auseinandergesetzt, dass ich keine weiteren Worte darüber verliere.

Nach unserer heutigen Anschauung haben wir die Leber der Gasteropoden als eine zusammengesetzte acinöse Drüse zu bezeichnen, deren Hauptstämme sich vielfach verästelen und deren Drüsenelemente wieder ausserordentlich mannigfach verzweigte Follikel bilden (Fig. 1). Was nun zunächst die Umhüllung der Leber speciell anbetrifft, so zeigt schon die Untersuchung mit unbewaffnetem Auge, dass die Gesammtheit der Follikel, die einzeln deutlich erkennbar sind, nicht von einer gröberen, auch nur auf kleinere Strecken abhebbaren Membran umgeben ist; es scheint

---

thal mit Hinblick auf Eifel und Rheinthal. Verhandl. d. nat. Ver. d. preuss. Rheinl. u. Westf. XXXVIII. Jahrg. 4. Folge, VIII. Bd. p. 116.

1) Leydig, Ueber Verbreitung der Thiere im Rhöngebirge und Mainthal etc. p. 117.

2) Obgleich die „Leber“ der Gasteropoden eine ganz andere physiologische Bedeutung hat, als die echte Leber der Wirbelthiere, halte ich der Einfachheit halber an der alten Bezeichnung fest.



als ob die einzelnen Lappen hüllenlos in der Bauchhöhle lägen. Legt man aber einen Schnitt quer durch ein einzelnes Läppchen, so sieht man, dass die einzelnen Follikel und auch die einzelnen Ausbuchtungen derselben durch ein lockeres Gewebe verbunden sind. Man sieht gröbere und feinere bindegewebige Züge, vor allen Dingen aber fallen grosse helle Zellen auf, die fast alle Zwischenräume ausfüllen. Wenn wir also hier auch keine systematisch aufgebaute „Tunica serosa“ vor uns haben, so ist doch das Ganze offenbar als ein Analogon einer „Serosa“ aufzufassen, und ich bin in derselben Lage wie Weber[1]), der für die seröse Hülle der Drüsenschläuche bei den Crustaceen „mit einer gewissen Licenz“ den Leydig'schen Ausdruck Tunica serosa in Anspruch nimmt. Die Bindegewebszüge der Serosa enthalten wenige Kerne und zeigen an manchen Stellen eine eigenthümliche Granulation; die grossen hellen Zellen, die stets die Aufmerksamkeit der Beobachter auf sich gezogen haben und von Leydig[2]) zuerst als „Bindesubstanzzellen“ beschrieben wurden, haben einen verhältnissmässig kleinen wandständigen Kern (Leydig), und enthalten zuweilen grössere blasse oder gelbliche Kügelchen. Letztere sah Leydig[3]) schon im Bindegewebe von Arion und auch Semper[4]) fand sie in den hellen Bindegewebszellen von Pulmonaten.

Die kleineren, „scharf conturirten“ bestehen nach Leydig aus kohlensaurem Kalk, während Semper es fraglich lässt, ob sie aus Fett oder Kalk bestehen. Im Bindegewebe der Leber kommen nach meiner Beobachtung sowohl Kalk als auch Fettkügelchen — diese aber in sehr geringer Zahl — vor. Erstere sind aus dem starken Glanz bei richtiger Einstellung und der Auflösung durch Säuren unter Aufbrausen zu diagnosticiren, letztere erkennt man daran, dass sie sich in Säuren nicht lösen, in Osmiumsäure schwärzen. Die grossen Bindesubstanzzellen nehmen durch längere Einwirkung von Osmiumsäure einen eigenthümlichen bläulichgrauen Farbenton an.

Unter und zwischen der Serosa findet sich dann eine Art Muscularis, wenn man zwischen und um die Follikel sich hin-

1) A. a. O. p. 394.

2) Leydig a. a. O. p. 167 und an anderen Stellen.

3) A. a. O. p. 190.

4) Semper, Beiträge zur Anatomie und Physiologie der Pulmonaten. Zeitschr. f. wissensch. Zoologie. VIII. Bd. 1857. p. 375.

ziehende, unregelmässig zerstreute Bündel von glatten Muskelfasern so nennen darf. Schon Leydig[1]) hatte das Vorkommen von Muskeln „sowohl im Bauchfellüberzug der Leber, als auch zwischen den Follikeln" bei Paludina vivipara constatirt.

Bei Arion blieb es mir lange Zeit zweifelhaft, ob solche wirklich vorhanden seien oder nicht; erst die Anwendung des kernfärbenden Alauncarmin hat mich von der Existenz der oft nur sehr spärlich vorhandenen Muskelfasern überzeugt. Zum Nachweis derselben kann man Leberläppchen in Alkohol oder auch einer anderen geeigneten Flüssigkeit härten und dann in toto oder auch in schon fertigen Schnitten mit Alauncarmin nach Grenacher oder Picrocarmin nach Ranvier färben; es treten dann die spindelförmigen oder elliptischen Kerne deutlich hervor. Nebenbei sei erwähnt, dass auch Muskeln in den die Follikel umspinnenden Gefässästchen der Arteria hepatica vorhanden sind; da man aber in solchem Falle die Anwesenheit des Gefässes leicht an den meist Kalk enthaltenden Bindegewebszellen in der Wand desselben erkennt, so ist eine Verwechslung mit den andern Muskelfasern nicht wohl möglich.

Während ich für diese beiden Umhüllungen, für die Serosa und die Muscularis, den Namen einer Membran nur ad synesin anwenden durfte, kann ich es für die dritte und letzte Hülle, die Tunica propria, mit vollem Recht. Es ist eine echte mit Kernen versehene Membran, die das eigentliche Drüsenparenchym umgibt. Die Kerne sind schon ohne Tinction an Osmiumsäurepräparaten und auch an solchen, die in Alkohol oder Chromsäure gehärtet waren, deutlich sichtbar, treten aber nach geeigneter Tinction mit Alauncarmin noch schöner hervor. An manchen Stellen zeigt die Membrana propria eigenthümliche bindegewebige Streifen, die man namentlich da sieht, wo die Follikel eine Einbuchtung zeigen (Fig. 1). Hier ist man an gewissen Schnitten dann oft zu dem Glauben geneigt, dass Bindegewebszüge zwischen die einzelnen Drüsenzellen vorgeschoben seien. Man überzeugt sich aber bald, dass eine optische Täuschung vorliegt, die durch den ungünstig gefallenen Schnitt hervorgerufen wird.

Denn sowohl für eine richtige Anschauung über das bindegewebige Gerüst einer Drüse, wie auch über das eigentliche

1) A. a. O. p. 167.

Drüsenparenchym ist ės unbedingt erforderlich, dass man der Untersuchung Schnitte zu Grunde legt, die senkrecht zur Hauptaxe des Follikels oder mehrerer Follikel fallen.

Das bindegewebige Gerüst der Drüse ist dann der Träger der Gefässe. Auch hier gehören nach Leydig's[1]) Ausdruck Bindegewebe und Gefässanfänge — in diesem Falle allerdings ihre Endigungen — zusammen, „wie Berg und Thal". Von der starken Arteria hepatica aus ziehen Aeste zum Darm und zu den einzelnen Leberläppchen, alles umspinnend und verbindend. Diese milchweissen, glänzenden Gefässverzweigungen haben stets die Bewunderung aller Beobachter erregt; historisch interessant ist die Thatsache, die Cuvier[2]) von Lister mittheilt, dass nämlich dieser Beobachter, „trompé par la couleur, a cru que les ramifications blanches qui couvrent le foie et l'intestin de la limace sont des vaisseaux lactés". Alle diese Gefässe aber, die hier an der Leber zur Erscheinung kommen, sind arterieller Natur, weil sie nur Verzweigungen der direct aus dem Herzen kommenden Arteria hepatica (visceralis) sind. Obgleich die Histologie der gröberen Gefässe der Hauptsache nach bekannt ist, habe ich doch in Fig. 3 einen Theil des Querschnitts von einem grösseren Ast der Arteria hepatica gegeben. Ob eine eigentliche Intima da ist, wage ich nicht zu entscheiden. Man sieht an feinen Querschnitten oft, aber nicht immer, ein zartes gekräuseltes Häutchen (Fig. 3 bei i), in dem ich aber keine Kerne habe finden können und welchem ich daher den Namen einer echten Membran einstweilen nicht zuerkennen kann. Leydig[3]) gibt von der Aorta der Helix pomatia an, dass „von einer etwaigen Tunica intima nichts zu sehen" war, während bei Paludina die Tunica intima eigentlich die Hauptmembran sei. Nach Leuckart[4]) soll man an den Gefässen der Gasteropoden eine deutliche Tunica intima unterscheiden. Sempers[5]) Angabe, es folge „auf die Bindegewebslage nach innen eine ziemlich dicke, glashelle Membran, auf welcher dann direct das Epithel der Arterie sitzt" ist mir nicht recht verständlich. Da ich

1) Leydig, Vom Bau des thierischen Körpers. Tübingen 1864. p. 50.

2) Cuvier, Mémoire sur la limace etc. p. 20.

3) Leydig, Ueber Paludina vivipara etc. p. 173.

4) Frey und Leuckart, Lehrb. d. Anatomie d. wirbellosen Thiere. Leipzig, 1847. p. 438.

5) Semper a. a. O. p. 375.

augenblicklich — mitten im Winter — keine Gelegenheit zu Injectionen und weiteren Untersuchungen habe, so muss ich die Frage über Vorhandensein einer Intima offen lassen. Es folgt dann eine aus zwei Muskelschichten — zu unterst circuläre, oben longitudinale Fasern — bestehende Muscularis (Media) und eine bindegewebige Adventitia. Die untersten Zellen der letzteren enthalten die glänzenden Kugeln von kohlensaurem Kalk, die dem Gefäss das milchweisse Aussehen verleihen.

Nach aussen kommen dann helle Bindesubstanzzellen, hier und da Pigmentkörner und Fetttröpfchen enthaltend. Die feineren Verzweigungen der Arterie zeigen nun in ihrem histologischen Bau einige Abweichungen von dem der grösseren Stämme: die äusseren hellen Bindegewebszellen verschwinden allmählich, aber die kalkführenden bleiben bis zu den feinsten Aesten, so dass auf Querschnitten von Leberläppchen die Anwesenheit derselben an diesen kalkhaltigen Bindesubstanzzellen sofort zu erkennen ist[1]). Auch die Muskulatur der Gefässe verschwindet allmählich und zwar in der Weise, dass zuerst die circulären Fasern abnehmen und dann auch die Längsfasern. Schliesslich kommt es dahin, „dass die Wände der Arterien ihre Selbständigkeit aufgeben und mit den umliegenden Geweben verschmelzen“[2]). Weil somit eigentliche Capillaren fehlen, ergiesst sich das Blut frei in die Spalten zwischen den Follikeln, gelangt dann als venöses Blut in den die ganze Leber umgebenden Blutsinus und von dort in die mit dem Sinus communicirenden Venenwurzeln. In der kalkführenden Zellenschicht der Arterien tritt nun mit dem kommenden Herbst, im August schon beginnend, am auffälligsten im Oktober, eine eigenthümliche Veränderung ein. Die bis dahin milchweissen Gefässe verlieren an Glanz, werden mattweis und endlich weissgrau. Untersucht man eine solche Arterie mikroscopisch, so findet man sehr bald, dass der kohlensaure Kalk, der die Ursache des weissen Glanzes war, mehr oder weniger verschwunden ist: Man sieht nur noch wenige kalkhaltige Zellen und in diesen die Kalkkugeln nicht mehr dichtgedrängt wie sonst, sondern spärlich. An den Stellen wo sie fehlen, findet man statt derselben eine Protoplasmalücke, die die Form einer

1) Vgl. auch Semper a. a. O. p. 375 und 76.

2) Leydig, Ueber Paludina etc. p. 173.

Hohlkugel hat, aber nicht leer, oder lufthaltig, sondern mit der Zellflüssigkeit erfüllt. Liegen solche Hohlkugeln mehrfach übereinander, so kann man wirklich im Zweifel sein, ob sie nicht noch kalkhaltig sind, da sie immerhin einen Rest des früheren Glanzes eben durch ihre eigenthümliche Form wiederspiegeln; hat man aber einen hinreichend dünnen Schnitt vor sich, so zeigen sich die Querschnitte der Hohlkugeln als kreisrunde Ringe ohne Inhalt. Ein etwaiger Zweifel lässt sich leicht dadurch beseitigen, dass man einem solchen Präparat eine Säure, Essigsäure oder Salzsäure, zusetzt: es steigen keine Bläschen von Kohlensäure auf und das mikroscopische Bild bleibt unverändert. Diese Abnahme des Kalkes in der Adventitia lässt sich dann auch an den kleineren Verzweigungen der Gefässe bis in die Leber hinein verfolgen.

In dem Bindegewebe der Leber verlaufen auch die Verästelungen der Nerven, die dieselbe versorgen. In Bezug auf das Makroscopische kann ich auf die Arbeiten von Schlemm[1]), Ihering[2]), Simroth[3]) u. A. verweisen. Was das Mikroscopische anbetrifft, so findet man in der Leber — auch bei Helix pomatia —, namentlich am Hauptausführungsgang, eigenthümliche nervöse Bildungen, auf die mich Herr Prof. Dr. Nussbaum zuerst aufmerksam machte und die ich in Fig. 6 ganz nach der Natur dargestellt habe. Man sieht nämlich zunächst zwischen den glashellen Bindegewebszellen andere grosse Zellen mit granulirtem Protoplasma und einem grossen rundlichen oder elliptischen Kern, der ein oder auch mehrere Kernkörperchen enthält. An diesen Zellen sieht man ferner oft — freilich nicht immer — Fortsätze, die entweder mit Nerven zusammenhängen oder sich — wenigstens im mikroscopischen Bilde — in den umliegenden Geweben verlieren. Diese Zellen nun halte ich für Ganglienzellen, denn sie stimmen mit den Zellen, die ich nach derselben Methode aus dem obern Schlundganglion präparirte, ganz überein.

---

1) Schlemm a. a. O. p. 22. Tab. I. Fig. 2.

2) Ihering, Vgl. Anatomie des Nervensystems und Phylogenie der Mollusken. Leipzig 1877.

3) Simroth, Ueber das Nervensystem und die Bewegung der deutschen Binnenschnecken. Programm der Realschule II. Ordnung zu Leipzig 1882. Vgl. auch noch Ihering, Ueber die Entwicklungsgeschichte von Helix. Jenaische Zeitschrift Bd. IX. p. 318.

Ferner trifft man dann häufig sonderbare Bildungen, wie in Fig. 6 bei n, über deren Natur man aber ebenfalls durch vergleichende Studien bald Klarheit gewinnt. Fertigt man nämlich von unzweifelhaften Nerven Querschnitte an, so weist das Mikroscop nach, dass unsere Gebilde mit diesen Querschnitten vollständig übereinstimmen: man bemerkt dasselbe characteristische feinfaserige Gefüge und die Kerne. Nimmt man dazu, dass diese Nervenzweige mit den oben beschriebenen Ganglienzellen zusammenhängen, so erweist sich das Ganze als ein nervöser Apparat, der offenbar in der Leber specielle Functionen zum Zweck der Secretion verrichtet. Näheres darüber kann ich vorläufig noch nicht mittheilen.

Die Tunica propria der Follikel trägt nun die specifischen Leberelemente, die Epithelzellen. Auf Schnitten scheinen dieselben sehr häufig den ganzen Follikel auszufüllen, so dass gar kein Lumen zu sehen ist. Trotzdem überzeugt man sich nach längerer Beobachtung und an geeigneten Schnitten, dass das Epithel stets nur in einfacher Lage vorhanden ist. Allerdings sind in der Regel die Wände des Follikels so verschoben und einander genähert, dass das Lumen desselben nur selten deutlich hervortritt; ich habe es nur an verhältnissmässig wenigen Präparaten so schön regelmässig rund gefunden, wie es bei anderen Drüsen leicht zu sehen ist.

Schneidet man von einem gehärteten Leberstück zuerst aussen die Kuppe der Follikel weg und legt dann mit raschem Messerzug einen zweiten Schnitt parallel dem ersten durch die Drüse, so sieht man schon mit freiem Auge in dem Schnitt eine Anzahl von Follikelquerschnitten neben einander und in sehr günstigen Fällen auch schon mit freiem Auge in dem einen oder andern eine feine Lücke in der Mitte, das Lumen. Fast immer aber wird man wenigstens unter dem Mikroscop Follikelquerschnitte finden, die ein deutliches Lumen, manchmal freilich nur als feinen Spalt, aufweisen. Die Follikel selber zeigen sich von sehr unregelmässiger Form, oft als einfache Schläuche, oft vielfach ausgebuchtet und verzweigt; manchmal schön regelmässige Cylinder, oft fast viereckig geformt; zuweilen ist der Follikel nur ein knopfförmiger Buckel, der einem kleinen Ausführungsgang direct aufsitzt, häufiger aber verzweigt er sich mehrmals, wie es Fig. 1 darstellt. Hat man dem entsprechend Schnitte aus der Mitte eines Leberlappens vor sich, so sieht man oft von dem ursprünglich folliculären Bau des Organs wenig oder gar nichts mehr: hier gleicht der Follikel einem grossen

Sack, dessen Wände unregelmässig ein- oder vorgetrieben sind, der mit Epithelzellen und Secrettropfen vollgepfropft erscheint und dessen Zusammenhang mit dem Ausführungsgang nicht immer sichtbar ist. Günstige Querschnitte zeigen nun aber deutlich die Art, wie die Epithelzellen der Tunica propria aufsitzen. In den mannigfaltigsten Formen streben sie von dieser Unterlage in die Höhe, d. h. nach dem Lumen zu. Manche sitzen breit auf, die meisten aber haben einen schmalen Fuss und schwellen erst nach oben zu kolbenförmig an; ja viele sind an der Basis so dünn, dass man ihren Zusammenhang mit der Tunica propria direct gar nicht wahrnehmen kann. Bei weiterer Betrachtung sieht man dann sehr bald, dass man nicht blos eine Art von Zellen vor sich hat, sondern man lernt drei Arten unterscheiden. Die Unterschiede zwischen diesen drei Zellspecies zeigen sich an allen Präparaten, sie mögen frisch oder auf irgend eine Weise mit einer Zusatzflüssigkeit behandelt sein; am deutlichsten aber treten sie an Objecten hervor, die man kürzere oder längere Zeit (5 Minuten bis mehrere Stunden) in Osmiumsäure von 1% gehärtet hat, wie denn überhaupt nach meiner Erfahrung die Osmiumsäure das beste Reagenz für die Härtung und die weitere Behandlung der Präparate ist.

Legt man also ein kleines Leberstück 10 Minuten lang in 1% Osmiumsäure und fertigt von diesem Präparat Schnitte an, so sieht man mit dem Mikroscop in den Follikelquerschnitten derselben vor allen Dingen eine Art von Zellen mit tiefbraunen, fast schwarzen Kugeln; eine zweite Art von Zellen zeigt einen körnigen krümeligen Inhalt, dessen gelbliche Farbe durch die Osmiumsäure bei dieser kurz dauernden Einwirkung nicht verändert wurde; die dritte Zellenart endlich fällt sogleich durch die glänzenden Kügelchen im Protoplasma auf, deren weisse Farbe ebenfalls durch die Osmiumsäure gar nicht alterirt wurde.

Der Kürze wegen will ich schon jetzt die zuerst characterisirten Zellen Fermentzellen, die zweite Art Leberzellen und die dritte Kalkzellen nennen und werde im Folgenden bei der Besprechung der einzelnen Zellenarten genügend Gelegenheit finden, meine Benennungen zu erklären und zu begründen.

Es mag an dieser Stelle gleich hervorgehoben werden, dass die Unterschiede, die man an den erwähnten Zellen findet, nicht etwa der blossen Einwirkung des Reagenzes zugeschrieben werden dürfen, sondern dass dieselben von der verschiedenen Natur der

Zellen selber abhängig sind. Um sich davon zu überzeugen, braucht man bloss die frische Leber oder auch ihr Secret ohne jede Zusatzflüssigkeit oder in Schneckenblut, oder auch in Wasser zu untersuchen. Man findet dann die Fermentzellen, deren Inhalt in diesem Falle die erwähnten Kugeln in ihrer natürlichen braunen Farbe zeigt; man erkennt die Leberzellen mit ihren gelblichen Granula und man sieht die Kalkzellen, deren glänzende Kügelchen noch in den Zellen liegen oder auch durch das ganze Secret vertheilt sind (Fig. 2). Ich theile nunmehr Genaueres über das Wesen der einzelnen Zellenarten mit.

a. Fermentzellen.

Es wurde im Eingange erwähnt, dass schon die älteren Naturforscher in dem Lebersecret das bei der Verdauung wirksame Princip sahen, dass aber erst Fredericq und Krukenberg durch genauere Versuche die fermentirend wirkende Kraft dieses Secretes nachwiesen. Fredericq[1]) fand, dass sich in dem gemischten braun-grünen Darm- und Lebersaft von Arion Fibrin in 24 Stunden löste; dass diese Mischung, wenn sie mit kohlensaurem Natron versetzt wurde, in einigen Stunden Fibrin verdaue, dass aber das Ferment in saurer Lösung inactiv sei (p. 398).

Krukenberg[2]) wies nach, dass das Lebersecret von Arion in neutraler, alkalischer und saurer — freilich nur auf Zusatz organischer Säuren — Lösung Eiweisssubstanzen verdaue und schloss daraus, dass das Secret mindestens zwei Enzyme: ein peptisches und ein tryptisches enthalten müsse.

Diese Ergebnisse kann ich durch meine Versuche in dem einen Punkte ergänzen, dass mir der Nachweis eines peptischen

---

1) Fredericq, La digestion des albuminoïdes chez quelques invertébrés. Archives de Zoologie expérimentale etc. Publiées sous la direction de Lacaze-Duthiers. Tome VII. 1878. p. 391 ff.

2) Krukenberg, Vergleichend.-Physiol. Beiträge etc. p. 8 und: Ueber die Verdauungsvorgänge bei den Cephalopoden, Gastropoden etc. p. 417. Krukenberg unterscheidet Arion rufus und Arion ater. Diese künstliche Trennung der einen Species Arion empiricorum ist wohl jetzt allgemein aufgegeben. Vgl. Leydig, Die Hautdecke und Schale der Gasteropoden etc. in Troschel's Archiv für Naturgeschichte 1876.

Enzyms in der Leber von Arion auch bei Zusatz von Salzsäure gelang. Meine Versuche wurden in folgender Weise angestellt. Eine kleine Anzahl von Arionlebern, 3—5, wurde zerrieben und gleichmässig in vier gleiche Cylindergläser vertheilt. Dann wurden gleiche Portionen von Fibrin zugesetzt, welches frisch aus Kalbsblut bereitet, getrocknet und möglichst zerkleinert worden war. Zuletzt wurde den drei ersten Gemischen eine Salzsäurelösung von verschiedenem Gehalt zugefügt, während die vierte Mischung, die zur Controle diente, nur destillirtes Wasser als Zusatzflüssigkeit erhielt. Von diesen Versuchen theile ich zwei mit.

Von vier wohlgenährten Thieren wurde die Leber, deren Farbe bei dem einen gelbbraun, bei zwei andern braun und beim vierten fast schwarz und deren Reaction schwach sauer war, in der beschriebenen Weise zerrieben, mit Wasser versetzt und in vier Gläser vertheilt. Es wurde Fibrin in gleichen Portionen zugesetzt und dann die erste Mischung (I) mit Salzsäure von 0,075 %, die zweite (II) mit Salzsäure von 0,05 %, die dritte (III) mit 0,025 % versetzt, während die vierte Mischung (IV) frei von Säure blieb. Alle vier Gläser blieben 22 Stunden lang in einer Temperatur von 18° C. stehen und wurden dann untersucht.

Mischung I roch aromatisch, war trübe, filtrirte sehr schwer. Das saure Filtrat wurde neutralisirt, und der entstandene Niederschlag (Syntonin) filtrirt. Das Filtrat gab mit Kalilauge und Kupfersulfat intensive Peptonreaction. Mischung II hatte denselben eigenthümlich aromatischen Geruch wie I, war weniger trübe, filtrirte leichter. Das Neutralisations-Präcipitat war weniger voluminös, das Filtrat ergab Peptonreaction, wenn auch weniger intensiv als I.

Mischung III verhielt sich wie II, die Peptonreaction trat aber auch nach längerem Stehen nicht ein.

Mischung IV roch nicht aromatisch, aber auch nicht faulig, ergab keine Peptonreaction. — Bei einem andern Versuche wurde die neutral reagirende Leber von drei Arion empiricorum in vier Portionen getheilt, und nach der oben beschriebenen Weise in vier Mischungen mit verschiedenem Salzsäuregehalt gebracht; sie standen dann 28 Stunden bei einer Temperatur von 20° C.

Mischung I mit 0,075 % Salzsäure giebt die intensivste Peptonreaction, bei den beiden andern mit 0,1 und 0,125 % Salzsäure ist sie nur wenig schwächer, die Controlmischung ohne Salzsäure giebt keine Peptonreaction.

Aus diesen Versuchen ergiebt sich, dass die eiweissverdauende Wirkung des Leberferments am intensivsten bei einem mässig starken Säurezusatz (0,075% Salzsäure) auftritt, was sehr wohl mit Krukenberg's Resultaten übereinstimmt, der peptonisirende Wirkung des Secretes auf Zusatz von Lösungen organischer Säuren (0,2—2%) erhielt. Abweichend ist die Angabe Fredericq's, dass „en solution acide, le ferment se montre inactif"[1]). Da nun ferner Fredericq und Krukenberg übereinstimmend den fermentirenden Einfluss des Leberenzyms in neutralen und alkalischen Lösungen festgestellt haben, so ergibt sich in der That eine verdauende Kraft des Lebersecretes von Arion in saurer, neutraler und alkalischer Zusatzflüssigkeit.

Die Bildung des hierbei wirkenden Ferments nun schreibe ich den von mir als Fermentzellen bezeichneten Epithelzellen der Leberfollikel zu. Meine Gründe dafür werde ich angeben, sobald ich das nöthigste über die feinere Structur dieser Zellen mitgetheilt habe. Als das hervorstechendste Kennzeichen derselben wurden schon oben die braunen Kugeln (kugelförmige Tropfen) angeführt. Diese Kugeln liegen immer in einem Bläschen, welches seinerseits dann direct vom Protoplasma der Zelle umschlossen wird. Die Farbe der Kugeln variirt vom gelben bis tiefbraunen; ihre Zahl ist schwankend: meist zwar findet man nur eine in einem Bläschen, oft aber auch zwei, vier oder noch mehr; die Grösse ist weniger verschieden, da fast alle den in der Zeichnung (Fig. 1) skizzirten Umfang haben; einige wenige sind allerdings viel kleiner. Zuweilen liegen mehrere Kugeln in einander geschachtelt, oder mehrere kleine in einer grossen oder um eine grosse.

Das Bläschen ist, so lange es noch in der Zelle liegt, fast immer von ovaler Form, die offenbar vom Seitendruck der anliegenden Zellen abhängig ist; ausserhalb der Zelle nimmt es demgemäss durch Tropfenspannung die Gestalt einer Kugel an. Es ist mit einer in der Regel wasserklaren, selten leicht gelblich gefärbten Flüssigkeit gefüllt. Gewöhnlich liegt in einer Zelle nur ein Bläschen, selten zwei oder mehr.

Das Protoplasma der Fermentzellen ist homogen und zeigt nach dem Lumen des Follikels zu eine Verdichtungszone (Pseudo-

---

1) A. a. O. p. 398.

Cuticula). Am Fusse der Zellen, häufig von einem Fermentbläschen platt an die Wand gedrückt, liegt der unregelmässig geformte Zellkern, in welchem ich oft, aber nicht immer, mit Sicherheit ein Kernkörperchen gesehen habe. Der Form nach sind die Fermentzellen gedrungen, aber immerhin doppelt so hoch als breit.

Die Bildung der Fermentbläschen lässt sich sehr wohl verfolgen. Es entsteht im Protoplasma zuerst eine nur mit heller Flüssigkeit erfüllte Höhlung, die sich allmählich vergrössert, während sich gleichzeitig in der Flüssigkeit die Fermentkugel durch Niederschlag bildet. Die reifen Bläschen rücken dann nach dem oberen Ende der Zelle zu, werden dadurch frei, dass sie das Protoplasma zur Seite drängen und bilden dann im Lumen der Follikel und in den Ausführungsgängen der Leber einen Theil des Secrets.

Sehr eigenthümlich scheint es, dass die Fermentkugeln so intensiv gefärbt sind. Da wir ja aber auch von andern Objecten her wissen, dass die Fermente gern Farbstoffe an sich und mit sich reissen, so brauchen wir uns darüber nicht allzusehr zu wundern. Wir haben uns freilich von Alters her daran gewöhnt, mit dem Begriff „Leber" auch eine gewisse braune Färbung zu verbinden, und ich muss gestehen, dass ich selber zuerst, wie wohl alle meine Vorgänger in den braunen Kugeln die specifischen Elemente der Leber gesucht habe, bis mich die angestellten Reactionen dahin belehrten, dass zwar die braunen Kugeln hauptsächlich der Leber ihre specifische Färbung geben, dass aber dieser Farbstoff nichts mit den eigentlichen Leberzellen zu thun hat, sondern an die Fermentzellen gebunden ist. Dass nun dieser braune Farbstoff, wie der gelbe der Leberzellen, ein Product der Leber in ihrer Eigenschaft als Excretionsorgan ist, dass sie demgemäss als Excrete lediglich aus dem Organismus hinausgeschafft werden, unterliegt keinem Zweifel. Wohl aber ist es sehr fraglich, ob man ein Recht hat, diese Farbstoffe als Analogon der Gallenfarbstoffe bei den Wirbelthieren aufzufassen. Bei der Besprechung der Leberzellen werde ich dieser Frage näher zu treten haben.

Dass nun diese Zellen als die Fermentbildner aufzufassen sind, schliesse ich aus folgenden Thatsachen:

1) Legt man kleinere Leberstückchen auf einige Zeit, 6—24 Stunden, in destillirtes Wasser und untersucht das Präparat dann mikroscopisch, so sieht man die zwei andern Zellarten, Leber- und

Kalkzellen, noch leidlich erhalten und ihren Inhalt unverändert, während der Inhalt der Fermentzellen extrahirt ist. Dem entsprechend sind die braunen Kugeln weder in den Fermentzellen noch auch in der Flüssigkeit zu finden, die ganze Flüssigkeit aber hat einen braunen Farbenton angenommen, weil sich die Fermentkugeln in ihr gelöst haben; steht das Gefäss ganz ruhig, so bildet sich besonders auf dem Boden eine braune Schicht. Aehnlich findet man bei der mikroscopischen Untersuchung der oben beschriebenen Verdauungsgemische, dass die Fermentzellen als solche nach kaum einer Stunde nicht mehr existiren, dass ihr Inhalt in der Flüssigkeit aufgelöst ist, während der Inhalt der Kalk- und Leberzellen noch nach 24 Stunden aufgefunden werden kann.

Einen sehr interessanten Anblick bekommt man, wenn man etwas von dem Lebersecret oder ein frisches Zerzupfungspräparat mit Wasser auf dem Objectträger zusammenbringt und dann bei starker Vergrösserung beobachtet. Man sieht sofort, dass in den überall umherschwimmenden Fermentbläschen Veränderungen vor sich gehen. Die braunen Kugeln in ihnen beginnen zu rotiren; der braune Farbstoff wird denselben zum Theil entzogen und färbt die klare Flüssigkeit des Fermentbläschens leicht bräunlich; sind mehrere Fermentkügelchen in einem Bläschen vorhanden, so vereinigen sie sich gelegentlich zu einem kugelförmigen Tropfen; der Contur des Bläschens wird immer zarter, und schliesslich platzt das Fermentbläschen mit einem Ruck, so dass sich der ganze Inhalt mit der umgebenden Flüssigkeit vermischt: von der zarten Umhüllungsmembran des Bläschens bleibt gar nichts übrig und vom Inhalt desselben sind nur die immer noch bräunlich gefärbten Kugeln längere Zeit sichtbar, bis von ihnen schliesslich nur noch ein blasses, unregelmässiges Gerüst zurückbleibt, in dem man einzelne Faserzüge unterscheiden kann.

2) Behandelt man in derselben Weise kleinere Leberstückchen oder einen kleinen Theil des Secrets mit Glycerin, so tritt dieselbe Erscheinung ein: Die Fermentbläschen lösen sich auf. Alles aber verläuft viel schneller als bei der Behandlung mit Wasser. Lässt man Leberstückchen einige Zeit in Glycerin liegen, so bedeckt sich sehr bald der Boden mit einer braunen Schicht und die ganze Flüssigkeit wird braun von aufgelöstem Farbstoff der Fermentkugeln. Die Löslichkeit der Fermentbläschen und -Kugeln in Glycerin bleibt sogar nach der Behandlung mit

absolutem Alkohol bestehen, wovon ich mich auf eigenthümliche Weise überzeugte. Eine Anzahl Schnitte von Präparaten, die mit absolutem Alkohol behandelt waren, schloss ich auf dem Objectträger in Glycerin ein, um sie aufzubewahren. Als ich nach etwa 14 Tagen die Objecte wieder betrachtete, sah ich zu meinem Erstaunen von den braunen Fermentkugeln nichts mehr, die Fermentbläschen waren stark geschrumpft und das ganze Gewebe mehr oder weniger vom aufgelösten Farbstoff bräunlich gefärbt.

3) Verdünnte Säuren und Alkalien extrahiren die Fermentzellen und lösen ihren Inhalt in der oben beschriebenen Weise.

4) Alkohol und Aether oder Alkohol + Aether bewirken nur eine Schrumpfung der Fermentbläschen und -Kugeln; Lösung erfolgt nicht.

5) Osmiumsäure von 1% färbt nach kurzer Einwirkung (5—10 Minuten) die Fermentkugeln tief braun bis schwarz; dieselben reduciren also die Säure so schnell und intensiv, wie wir es nur von wenigen andern Substanzen, z. B. vom Fett, von den Leuchtorganen gewisser Thiere [1]) und vor allen Dingen nach Nussbaum's[2]) Untersuchungen von den Fermenten wissen.

Man kann die Einwirkung der Osmiumsäure an frischen Präparaten direct unter dem Mikroscop beobachten, man kann sie auch an Schnitten von Präparaten, die mit der Säure behandelt waren, studiren. Stets findet man an letzteren, dass die Fermentkugeln tiefschwarz sind, während der Inhalt der Leberzellen selbst nach stundenlanger Einwirkung des Reagenzes gelb bleibt und ebenso der der Kalkzellen ganz unverändert ist.

Dieselbe Wirkung der Osmiumsäure tritt hervor, wenn man einem Wasser- oder Glycerinauszug der Leber etwas von der Säure zusetzt und an einen dunkeln Ort bringt: nach einiger Zeit sind die Extracte schwarz gefärbt.

Nebenbei sei bemerkt, dass sich die Fermentkugeln, die mit Osmiumsäure behandelt waren, nachher in Glycerin p. p. nicht mehr

---

1) Max Schultze, Zur Kenntniss der Leuchtorgane von Lampyris splendidula. Arch. f. mikr. Anat. I. Bd. 1865. p. 124 ff.

2) Nussbaum, Ueber den Bau und die Thätigkeit der Drüsen. Arch. f. mikr. Anat. 1. Mittheilung Bd. XIII, 2. Mittheilung Bd. XV, 3. Mittheilung Bd. XVI, 4. Mittheilung Bd. XXI.

lösen. Ferner weise ich ausdrücklich darauf hin, dass wir in den „Fermentkugeln“ nicht etwa Fett suchen dürfen, — welches sich ja auch in Osmiumsäure stark schwärzt, — da dieselben sich nicht, wie es Fett thut, in absolutem Alkohol und Aether lösen.

Aus den mitgetheilten Versuchen ziehe ich folgende Schlüsse: da der Wasser- und Glycerinauszug der Arionleber peptonisirend auf Fibrin wirkt, also ein Ferment enthält, da sich die Extraction der von mir als „Fermentzellen“ bezeichneten Epithelzellen durch Wasser und Glycerin direct unter dem Mikroscop beobachten lässt, während der Inhalt der übrigen Follikelzellen unverändert bleibt, so müssen die „Fermentzellen“ die Bildner der Fermente, also in der That Fermentzellen sein. Auch die Löslichkeit des Inhalts der Fermentzellen in verdünnten Säuren und Alkalien, die Unlöslichkeit in Alkohol und Aether spricht dafür, dass diese Zellen wirklich das Ferment enthalten.

Endlich diagnosticire ich aus der Thatsache, dass sich die „Fermentkugeln“ in Osmiumsäure schwärzen, andere stark reducirende Substanzen hier aber ausgeschlossen sind, in diesem Falle die Nussbaum'sche Reaction auf Fermente.

b. Leberzellen.

Die zweite Art von Epithelzellen, die man im Follikelbelag der Arionleber findet, habe ich als „Leberzellen“ bezeichnet. Der Gestalt nach sind sie viel schmaler als die Fermentzellen, erreichen aber dabei oft eine erstaunliche Höhe. Sehr oft ist ihr Fuss so schmal, dass er kaum bis zur Membrana propria verfolgt werden kann, dabei ist dann der nach dem Lumen des Follikels zu liegende Theil kolbenförmig verdickt, als ob er durch den Druck der umliegenden Zellen hinausgepresst würde. Ein Kern ist nicht immer zu sehen, wenn er aber vorhanden ist, liegt er an der Basis.

Das Protoplasma der Leberzellen ist leicht granulirt und mit einer Anzahl von Bläschen erfüllt, die ihrerseits dann das eigentliche Secret der Leberzellen enthalten. Diese Bläschen sind nie so gross, wie die der Fermentzellen, meist aber so klein, dass sie nur an sehr feinen Schnitten und bei starker Vergrösserung als Bläschen erkannt werden können; ihre Zahl ist gewöhnlich gross, 5—20. Ihre Bildung und Ausstossung geschieht analog der bei den Fermentbläschen beschriebenen.

Der Inhalt der Bläschen besteht aus gelblich gefärbten[1]), krümelig aussehenden, unregelmässig geformten Körnchen.

Die Leberzellen sind viel zahlreicher vorhanden als die Fermentzellen, so dass auf ungefähr fünf Leberzellen erst eine Fermentzelle kommt.

Warum soll man nun in diesen Zellen die eigentlichen Leberzellen sehen?

Eine ganze Anzahl von Forschern hat in neuerer Zeit hervorgehoben, dass die sogenannte „Leber" vieler Wirbellosen mit Unrecht diesen Namen trägt, weil sie eine ganz andere Bedeutung habe, als die echte Leber der Wirbelthiere. Was speciell die echten Gallenbestandtheile anbetrifft, so gibt Hoppe-Seyler[2]) an, dass er mehrere Arten von Cephalopoden, Weinbergschnecken, Krebse, Amphioxus und Regenwürmer vergeblich auf Gallenfarbstoffe und Gallensäuren untersucht habe. Sirodot's[3]) Mittheilung, dass er in den Lebern von Helix pomatia glycocholsaures Natron gefunden habe, wurde von Krukenberg[4]) nicht bestätigt; ebensowenig fand Krukenberg Gallenfarbstoffe.

Max Weber[5]) erzielte durch Zusatz von Acid. nitr. fumans zu dem mit Wasser verdünnten Lebersecret von Crustaceen Farbenringe, „die lebhaft an die Gmelin'sche Reaction erinnerten."

Cadiat[6]) extrahirte die Leber von Helix pomatia (escargot) mit Alkohol und Chloroform und erhielt von diesem Extract die Gmelin'sche Reaction.

Cadiat's Versuche habe ich an der Leber von Arion und Helix pomatia mit negativem Erfolge wiederholt.

Man hat also hier eine Anzahl von Beobachtungen, die sich direct widersprechen. Eine Erklärung dieses Widerspruchs wird die spätere Forschung möglicherweise darin finden, dass die einzelnen Untersucher zu verschiedenen Jahreszeiten resp.

---

1) Vgl. Max Weber a. a. O. p. 401.

2) Hoppe-Seyler, Ueber Unterschiede im chem. Bau etc. Pflüger's Archiv Bd. XVI. p. 399.

3) Sirodot, Recherches sur le sécrétions chez les Insectes. Annal. d. science nat. Série IV T. X p. 145.

4) Krukenberg, Vergl.-physiol. Beiträge etc. p. 18. Vgl. auch: Krukenberg, Vergl.-physiol. Studien zu Tunis. Heidelberg 1880. p. 181, 186 ff.

5) A. a. O. p. 415.

6) Cadiat, Sur la structure du foie des invertébrés. Gazette médicale de Paris 1878.

an Thieren in verschiedenen physiologischen Zuständen gearbeitet haben, einstweilen muss jedenfalls dahin gestellt bleiben, ob die Wirbellosen echte Gallenstoffe produciren oder nicht.

Eine andere Frage aber ist die, ob die Leber der Wirbellosen nicht Stoffe secernire und excernire, die den Gallenstoffen der Wirbelthiere analog sind. Krukenberg[1]) fand in alkoholischen Extracten der Molluskenleber „Farbstoffe mit ausgezeichneten Absorptionsbändern" und hält es nicht für unwahrscheinlich, dass die Farbstoffbildung in der Leber der Wirbellosen „von einer analogen Bedeutung ist, wie die der echten Gallenfarbstoffe für die Vertebraten." Derselbe[2]) berichtet über seine neuen spectroscopischen Untersuchungen: „deutlich und scharf abgegrenzt erscheint das tiefschwarze Absorptionsband am rothen Ende des Spectrums der alkoholischen Auszüge von den Lebern der Krebse, des Scorpions, der Cephalopoden, der Lamellibranchiaten, der verschiedenen Gasteropoden (Helix, Limnaeus) und es dürfte dieses wohl unzweifelhaft auf die Identität wenigstens Eines Leberfarbstoffes bei diesen Thieren hinweisen." Wenn auch diese Thatsache nicht direct die Analogie mit den Gallenfarbstoffen höherer Thiere beweist, so macht doch dieser übereinstimmende Befund bei vielen niederen Thieren die Annahme einer Analogie plausibeler. Ebenso neigt Max Weber[3]) zu der Ansicht, dass in dem Secret der Crustaceenleber Farbstoffe enthalten sind, „die den Gallenfarbstoffen der Vertebraten nahe stehen dürften, wahrscheinlich aber, selbst wenn sie diesen durchaus chemisch nicht identisch sind, für den Thierkörper eine gleiche functionelle Rolle spielen." Diese Anschauung theile ich vollständig in Bezug auf die Gasteropodenleber.

Während die Fermentzellen vorzugsweise die secretorische Leberfunction übernehmen, sehe ich in den Leberzellen Excretionsorgane, deren Producte für den Organismus unverwendbar sind. Meine Gründe dafür will ich kurz angeben.

1) Untersucht man die Faeces von Thieren, die längere Zeit gehungert haben, so findet man in ihnen keine Fermentblasen und -Kugeln, sehr wenig Kalkkörner, wohl aber ungeheuere Mengen

---

1) Krukenberg, Vergl. physiol. Beiträge etc. p. 21.

2) Krukenberg, Vergl. physiol. Studien zu Tunis. Heidelberg 1880. p. 188.

3) Max Weber a. a. O. p. 416.

von gelblichen Lebersecretkörnchen, die also durch den Darm fortgeschafft werden.

2) Nimmt man zur Untersuchung Helix pomatia [1]), die in trockenen Behältern jahrelang ohne Nahrung leben kann, so findet man in der Leber nach sehr langem Fasten, dass die Bildung und Secretion des Ferments beschränkt ist und dem entsprechend die Zahl der Fermentzellen erheblich kleiner [2]) ist, als in der Periode energischen Stoffwechsels, dass aber die Zahl der Leberzellen nicht abgenommen hat und ihre excretorische Thätigkeit fortdauert, wie es von Leberzellen hungernder Wirbelthiere längst bekannt ist.

3) Diejenigen Leberbestandtheile, mit denen sich spectroscopische Untersuchungen anstellen lassen und in denen Krukenberg „Farbstoffe mit ausgezeichneten Absorptionsbändern" fand, lassen sich mit Alkohol extrahiren. Untersucht man nun nachher solche extrahirte Leberstückchen mikroscopisch, so findet man, dass der Inhalt der Leberzellen fast ganz verschwunden ist, während die andern Epithelien: Ferment- und Kalkzellen kaum verändert sind.

4) Gewisse Reactionen, auf Grund deren Max Weber bestimmte Zellen in der Crustaceenleber für specifische Leberzellen erklärte, finden ebenso auf die „Leberzellen" der Gasteropoden Anwendung. Wenn auch dieser Beweis nicht stringent ist, so wird man zugestehen, dass die Uebereinstimmung von vergleichend physiologischen und anatomischen Gesichtspunkten aus immerhin in's Gewicht fällt. Diese Reactionen [3]) ergaben folgendes:

α) Der Inhalt der Leberzellen wird durch Wasser und Glycerin nicht extrahirt und nicht verändert.

β) Aether und absoluter Alkohol, schneller noch Alkohol + Aether extrahiren bei hinreichend langer Einwirkung das Secret der Leberzellen.

γ) Die Leberzellen werden selbst nach stundenlanger Behandlung mit Osmiumsäure von 1% kaum gebräunt.

---

1) Die Substitution ist statthaft, weil ihre Leber mit der des Arion in allen wesentlichen Dingen völlig übereinstimmt.

2) Die Bildung des Ferments hört nie ganz auf. Auch Max Weber „fand diese Granula (der Fermentzellen) bei echten Winterthieren . . . . desgleichen auch bei Thieren, die ich systematisch hungern liess." A. a O. p. 411.

3) Vgl. Max Weber a. a. O. p. 403.

Aus diesen Gründen halte ich also die so characterisirten Zellen für Leberzellen. Ueber die chemische Natur ihres Inhalts vermag ich allerdings ausser den Reactionen nichts mitzutheilen, worüber man sich wenig wundern wird, wenn man bedenkt, dass die physiologische Chemie bei den Wirbellosen noch recht wenig und dass die Microchemie bis jetzt ungefähr gar nichts hat leisten können.

c. Kalkzellen.

Eine dritte Art von Zellen in der Gasteropodenleber erkennt man, wie gesagt, leicht an den kugeligen, stark lichtbrechenden Körnchen im Protoplasma. Diese Zellen sind oft recht breit, manchmal kuglig, enthalten einen grossen schönen Kern, an dem man sehr oft directe Kerntheilung beobachten kann, und sind im Sommer zur Zeit des lebhaftesten Stoffwechsels ganz vollgepfropft mit den oben erwähnten glänzenden Körnchen. Betrachtet man ein frisches Leberpräparat unter dem Mikroscop, so sieht man diese Körnchen, die aus den zerstörten Zellen ausgetreten sind, alle Zwischenräume zwischen den übrigen Gewebselementen ausfüllen. Von den Kalkkörnern der Gefässe, die ebenfalls oft in grosser Menge vorhanden sind, lernt man sie bald unterscheiden, weil sie durchweg kleiner und wie mir scheint, noch glänzender sind. Die glänzenden Körner in der Gefässwandung bestehen nun, wie schon oben nachgewiesen wurde, aus kohlensaurem Kalk. Wie aber verhält es sich mit denen in der Leber? Setzt man einem frischen Leberpräparat eine verdünnte organische oder anorganische Säure zu, so sieht man an den Körnern nach stundenlanger Einkwirkung keine Veränderung. Bringt man aber Schnitte von in Alkohol oder Osmiumsäure gehärteten Präparaten in die Säuren, so lösen sie sich sofort ohne Gasentwicklung auf. Die Ursache dieses verschiedenen Verhaltens ist klar: bei frischen Präparaten bilden sich um die Körner Gerinnungen, wahrscheinlich von Schleim, so dass das Reagenz nicht bis zu den Körnern selbst vordringen kann; an gehärteten Präparaten finden diese Gerinnungen nicht statt und deshalb vermag die Säure sofort die Körner zu lösen. Um nun die chemische Natur derselben festzustellen, gebe ich noch folgende Reactionen an.

Die Körner werden nicht gelöst durch Alkalien, Wasser,

Glycerin, Alkohol und Aether, schwärzen sich in Osmiumsäure nicht. Extrahirt man aber kleine Leberstücken, frisch oder gehärtet, mit heisser Salpetersäure, setzt dann molybdänsaures Ammoniak zu und erhitzt, so färbt sich die Flüssigkeit gelblich und beim Erkalten bildet sich ein gelber Niederschlag, der in Säuren unlöslich, in einem Ueberschuss von Ammoniak leicht löslich ist. Statt der Salpetersäure kann man auch zuerst eine andere Säure — ausser Salzsäure, die die Reaction beeinträchtigt — anwenden, dann molybdänsaures Ammoniak und Salpetersäure zusetzen und wie oben verfahren. Behandelt man in derselben Weise andere Theile des Thieres, z. B. Stücke der Eiweissdrüse, des Fusses, des Penis, des Darmes und der Haut, so bildet sich der gelbe Niederschlag nicht. Die angegebene Reaction ist nun das bekannte Verfahren, Phosphorsäure in geringen Mengen nachzuweisen und der gelbe Niederschlag besteht aus phosphorsaurem Ammonium-Molybdänat. Vereinigt man dieses Ergebniss mit denen der oben erwähnten Reactionen — Löslichkeit der glänzenden Körner in verdünnten Säuren ohne Kohlensäure-Entwicklung —, so ergibt sich, dass die Körner aus phosphorsaurem Kalk bestehen.

Wenn ich mich bei diesem Gegenstande etwas länger aufhielt, als nöthig erscheinen mag, so geschah es, um an diesem Beispiel zu zeigen, mit welchen Schwierigkeiten die mikrochemische Untersuchung zu kämpfen hat. Um die chemische Natur eines einfachen anorganischen Salzes festzustellen braucht man im schlimmsten Falle vielleicht drei Stunden Zeit; der Nachweis, dass die glänzenden Körner in der Pulmonatenleber aus phosphorsaurem Kalk bestehen, hat mich drei Monate Arbeit gekostet. Da ich nämlich zuerst ausschliesslich an frischen Präparaten arbeitete, wollten sich die Körner in den zugesetzten Säuren aus oben angegebenem Grunde nicht lösen; als ich erst auf den Gedanken kam, gehärtete Präparate zu verwenden, war freilich die Sache bald entschieden.

Bringt man nun kleinere Stücke oder fertige Schnitte der gehärteten Arionleber in eine verdünnte Säure, so sieht man zahlreiche Bläschen von Kohlensäure aufsteigen und die mikroscopische Untersuchung zeigt, dass die glänzenden Körner in der Leber verschwunden sind. Dies war der Grund, weshalb ich zuerst noch die Körner als aus kohlensaurem Kalk bestehend ansah und darüber auch in diesem Sinne berichtete[1]). Erst als ich die Lebern von Helix und Limax zu vergleichenden Studien heranzog, wurde

mir das ganze Sachverhältniss klar. Die Leber von Arion nämlich ist von kalkhaltigen Gefässen durchsetzt, während die Lebergefässe bei Helix, Limax u. a. keinen Kalk enthalten. Die Gasblasen, nun, die von der Arionleber bei Behandlung mit Säure aufsteigen, entstammen dem kohlensauren Kalk der Gefässe, was ich nachher allerdings auch direct unter dem Mikroscop beobachten konnte. Das Resultat ist also, dass der Kalk der Lebergefässe aus kohlensaurem, der in den Kalkzellen der Leberfollikel aus phosphorsaurem Kalk besteht.

Ich habe mir nun die Frage vorgelegt, welche Rolle dieser Kalk im Haushalt des Organismus spiele und habe diese Frage durch fortdauernde Beobachtung während der einzelnen Jahreszeiten, wie auch auf dem Wege des Experiments zu lösen versucht. Nun ist aber Arion ein Thier, welches sich sehr schlecht zu Experimenten eignet, weil es selbst bei sorgsamer Pflege in der Gefangenschaft bald zu Grunde geht. Sehr geeignet ist aber zu diesem Zwecke Helix pomatia, die ich deshalb auch in ausgiebigster Weise benutzt habe. Da ich also bei der Besprechung der Gattung Helix auf die biologische Bedeutung des Kalkes ausführlich eingehen muss, so ziehe ich es vor, die ganze Frage nicht jetzt schon, sondern später im Zusammenhange zu erörtern.

Nachdem ich nun die drei Zellenarten der Gasteropodenleber nach meinen Untersuchungen characterisirt habe, bleibt mir noch übrig die Anschauungen früherer Untersucher mit den meinigen zu vergleichen, was ich des leichteren Verständnisses halber bis jetzt aufgeschoben habe.

Schlemm[1]) unterschied in seiner vortrefflichen Arbeit, wie schon angedeutet wurde, drei Arten von Zellen nach dem Inhalt: nam in aliis substantia granulosa aegre est perspicua (Tab. II, Fig. 14 a), in aliis magis evolutis, quamvis omni colore careat, melius in oculos incurrit (ibid. b), reliquarum ... fuscum refert colorem (ibid. c). Aus diesen Angaben und den allerdings nach schwacher Vergrösserung gezeichneten Figuren glaube ich schliessen zu dürfen, dass Schlemm's erste Zellenart meinen Leberzellen, die zweite den Kalk- und die dritte den Fermentzellen entspricht. Ueber die physiologische Bedeutung der verschiedenen Zellen spricht sich Schlemm nicht aus.

1) S. Zool. Anzeiger 1880. p. 501.

2) Schlemm a. a. O. p. 304. Tab. XXI. Fig. 3, 5, 6.

Karsten[1]) zeichnet verschiedene Formen von Zellen aus der Leber von Limax campestris, Paludina vivipara und Helix arbustorum. Da er aber über die Unterschiede keine bestimmten Mittheilungen macht und seine Zeichnungen allein eine zu unsichere Basis für die Vergleichung abgeben, so muss ich darauf verzichten, seine Angaben genauer zu deuten. Aus demselben Grunde kann ich die von ihm mitgetheilten Reactionen (p. 305 ff.) nicht weiter verwerthen.

Meckel[2]) unterscheidet in der Gasteropodenleber zwei Arten von Zellen: Zellen welche „Gallenstoff" und andere welche „Gallenfett" bilden. Unter den „Gallenstoffen" sind Farbstoffe, unter dem „Gallenfett" ist Cholestearin zu verstehen. Nach den Zeichnungen, die Meckel gibt, erkenne ich auf Tafel I Fig. 9d—l meine Fermentzellen, die seinen Gallenstoffzellen entsprechen; Fig. 9a—c gehören aber nach meiner Ansicht nicht in diese Rubrik; ferner glaube ich in 10 a—b Leberzellen, in 10c—d Kalkzellen zu erkennen; letzere beiden hat Meckel zusammengeworfen und in 10c und d ganz sicher Kalkzellen abgebildet, deren Inhalt er für Gallenfett erklärte. Wenn man sich darüber wundern will, dass ein ausgezeichneter Naturforscher wie Meckel phosphorsauren Kalk für Gallenfett erklärte, so möge man bedenken, dass schon Leydig[3]) die Kalkkörper „den Fetttropfen täuschend ähnlich" erklärte und dass Meckel, wie ich anfangs, die vermeintlichen Fetttropfen „durch Säuren nicht verändert" sah, offenbar weil er nur an frischen Präparaten die Reactionen vorgenommen hat.

Leydig[4]) endlich glaubt nach seinen Beobachtungen an der Leber der Paludina vivipara sich dahin aussprechen zu müssen, „dass nicht Gallenfett und Gallenstoff, jedes für sich in eigenen Zellen, bereitet wird, sondern dass die fetthaltigen Zellen durch Umwandlung ihres Inhaltes in gallenstoffhaltige unmittelbar übergehen." Er fand im November in der Leber von Thieren, die sich vielleicht zum Winterschlafe vorbereiteten, „gar keinen Gallenstoff, sondern nur Fettkörperchen von verschiedener Grösse" und schliesst daraus, „dass das Fett im Haushalte der Paludina vivipara unter gewissen Umständen den Gallenstoff substituiren kann." Hierzu bemerkt Krukenberg[5]), das „Räthsel, welches uns Leydig mit-

1) Karsten a. a. O. p. 304. Tab. XXI. Fig. 3, 5, 6.
2) Meckel, a. a. O. p 10—12.
3) Leydig, Ueber Paludina etc. p. 190.
4) Leydig, Ueber Paludina vivipara etc. p. 169.
5) Krukenberg, Vergl.-physiologische Beiträge etc. p. 17.

theilt," fände seine Lösung in dem von Claude Bernard[1]) mitgetheilten merkwürdigen Mechanismus der Lebersecretion, nach welchem die Leber zuerst eine farblose zuckerhaltige Flüssigkeit und später eine gefärbte, die sich in keiner Weise von der Galle unterscheidet, secernirt und in den Magen ergiesst. Ich habe nun zwar bis jetzt leider keine Gelegenheit gefunden, Paludina vivipara selber zu untersuchen, kann aber meine Bedenken gegen Krukenberg's Auslegung nicht unterdrücken. Claude Bernard hat seine Resultate an „Limax flava" gewonnen; die Gattung Limax steht aber nicht nur durch ihren Bau, sondern vor allen Dingen durch ihre Lebensweise der Gattung Paludina sehr fern und speciell ist die Leber der Landschnecken von derjenigen der Wasserschnecken sehr verschieden, letzteren fehlen z. B. die Kalkzellen vollständig. Ferner bezieht sich Claude Bernard's Mittheilung auf den bei jeder Nahrungsaufnahme wiederkehrenden Sekretionsmodus, während es sich in Leydig's Fall um die tiefgehende Veränderung im Organismus beim Eintritt des Winters handelt. Es ist demnach sehr gewagt, Leydig's Räthsel durch diesen Schlüssel lösen zu wollen und ich halte deshalb auch lieber mit meinem eigenen Urtheil zurück, bis ich die Leber von Paludina selber untersucht habe.

Sehr merkwürdig sind die Mittheilungen von Lacaze-Duthiers[2]) über die Parenchymzellen der Leber von Pleurobranchus. Er fand in der Leber dieses Meeres-Gasteropoden „les cellules hépatiques remarquables par leur contenu globulaire et granuleux fortement coloré .... Les unes renferment des sphérules jaunâtres translucides qui souvent sont libres, ou forment des petits amas indépendants de la cellule qui paraît les renfermer; dans d'autres cas, ces petits amas de petites vésicules sont parfois sur l'un de leur côté couverts de cils vibratiles." Er fand dann eine andere Art Zellen von verschiedener, gewöhnlich länglicher Form, „remplies de petits corpuscules de couleur vive terre de Sienne"...., „sans donte de matière bilieuse". Endlich sah er noch „des corpuscules noirâtres ovoides," die grosse Aehnlichkeit

1) Claude Bernard, Recherches sur une nouvelle fonction du foie. Annal. des sciences nat. Série III. T. XIX. 1853. p. 331 ff.

2) Lacaze-Duthiers, Histoire anatomique et physiologique du Pleurobranche orangé (Pleurobranchus aurantiacus) p. 222 u. 223. Annal. d. sciences nat. Série IV. T. XI. 1859. p. 199—302.

mit durch Jod blau gefärbten Stärkekörnern zeigten. Da sie durch Essigsäure unter Aufbrausen gelöst werden, so schliesst er wohl mit Recht, dass „ce sont des calculs de nature calcaire.“ Da Lacaze-Duthiers keine Reactionen der beiden ersten Zellenarten angibt und über den Ursprung der Kalkkörner nur sagt: „formées dans la cellule parenchymateuse“ ohne klar auszudrücken, ob sie in besondern Zellen gebildet werden, so wage ich es nicht, seinen Befund an Pleurobranchus mit dem meinigen an Arion zu vergleichen. Hervorheben möchte ich aber, dass er Körner aus kohlensaurem Kalk in den Leberfollikeln, „formées dans la cellule parenchymateuse“ fand.

Im Anschluss hieran scheint es mir geboten, einige andere Substanzen zu besprechen, die man bis jezt in der Gasteropodenleber gefunden hat.

Claude Bernard zeigte in seiner berühmten Untersuchung „Recherches sur une nouvelle fonction du foie“, dass die Gasteropodenleber Zucker zu produciren vermöge. Die Zuckerbildung steht mit dem schon erwähnten Secretionsmechanismus der Leber in Zusammenhang und die Ausscheidung des Zuckers in den Magen geschieht nach folgendem Modus: Wenn die Verdauung der Ingesta im Magen unter dem Einfluss eines sauren Saftes[1]) vollendet ist und die Absorption im Darm beginnt .... „un liquide sucré incolore arrive dans la cavité stomacale par le conduit cholédoque“ (p. 332). Diese Flüssigkeit dehnt den Magen stark aus, staut sich in der Leber selbst an und wird dann resorbirt: „Lorsque l'absorption de ce liquide sucré incolore est à peu près terminée, on voit apparaître une autre sécrétion provenant également du foie, mais offrant des propriétés et des caractères différents tout-à-fait analogues à ceux du fluide biliaire.“ Diese zweite Flüssigkeit „devient graduellement de moins en moins sucré et de plus en plus coloré, au point de n'être plus, vers la fin de la digestion, qu'un liquide biliaire pur dépourvu de sucre“ (p. 333).

Meine histologischen und mikrochemischen Untersuchungen haben mir nicht gezeigt, in welchen Zellen der Gasteropodenleber der Zucker bereitet wird. Nach Claude Bernard's Untersuchungen[2])

1) Claude Bernard sagt: „il se fait une sécretion de suc gastrique acide“ (p. 332). Da aber der Magen keine Verdauungsdrüsen enthält, kann auch hier nur ein Secret der Leber gemeint sein.

2) Claude Bernard, Leçons sur les phénomènes de la vie communs aux animaux et aux végétaux. Paris 1879. T. II. p. 47—141.

ist anzunehmen, dass dieser Zucker oder doch ein Theil desselben sich aus dem in der Leber enthaltenen Glycogen unter dem Einfluss eines diastatischen Ferments bildet (p. 119). Wo aber sitzt das Glycogen? „C'est autour de ces tubes (der Leber) ou dans leurs interstices, que ce trouve précisément accumulée la matière glycogène." Weiter berichtet er von der Gasteropodenleber speciell (Limax flava), dass „les cellules à matière glycogène se trouvent rangées en grappes sur le trajet des vaisseaux" (p. 110). Demnach müsste man annehmen, dass die Auflösung der Glycogenkörner, oder das schon in Zucker verwandelte Glycogen von dem interstitiellen Gewebe aus durch die Membrana propria in die Leberfollikel und dann durch die Ausführungsgänge direct in den Darm gelangt. Weitere Untersuchungen müssen diesen Mechanismus klar stellen. Hinzufügen will ich hier noch, dass Krukenberg[1]) aus der Leber von Arion ater und Helix pomatia im Sommer bei geeigneter Behandlung stets mehr oder weniger grosse Quantitäten Glycogens erhielt. Krukenberg ist aber der Ansicht, dass dasselbe sich bei einer nur 1—2 Tage anhaltenden Hungerkur regelmässig in Zucker umwandle.

Sodann wies Krukenberg[2]) in dem durch Dialyse von Zucker befreiten Lebersecret vieler Mollusken (auch bei Helix pomatia) einen reichen Gehalt an diastatischem Enzym nach. Ebenso fand Frédéricq[3]) es bei Arion.

Krukenberg fand ferner in der Leber vieler Seeschnecken Fett[4]), Taurin[5]) und Harnstoff[6]).

Von Interesse dürfte noch sein, dass Vigelius[7]) in der Leber der Octopoden kalkführende Zellen und gelbgrüne Fermentzellen nachweisen konnte, die nach seiner Angabe eine grosse Uebereinstimmung mit den von mir in der Gasteropodenleber

---

1) Krukenberg, Vergl.-physiol. Studien an den Küsten der Adria. Heidelberg 1880. p. 59.

2) Krukenberg, Vergl.-physiol. Beiträge zur Kenntniss der Verdauungsvorgänge p. 15.

3) Frederieq a. a. O. p. 398.

4) Krukenberg, Vergl.-physiol. Studien an den Küsten der Adria. Heidelberg 1880. p. 41.

5) A. a. O. p. 31.

6) A. a. O. p. 32.

7) Vigelius, Ueber das sogenannte Pancreas der Cephalopoden. Zool. Anzeiger 1881. p. 433.

aufgefundenen Elementen darbieten. Livon[1]) gibt nur an, dass er Zellen mit „nombreuses granulations graisseuses“ und andere Zellen „fortement colorées en jaune brun“ fand. In wiefern diese Zellen den Vigelius'schen Kalk- und Fermentzellen entsprechen, wird die fernere Untersuchung ja bald klarstellen.

Zum Abschluss meiner Mittheilungen über die Arionleber mögen noch einige Bemerkungen über die Ausführungsgänge derselben folgen. Wie Figur 1 zeigt, mündet der Leberfollikel direct in den feinsten Gallengang, so dass sich das eigentliche Drüsenepithel direct in das der Gallengänge fortsetzt. Dass die feineren Gänge sich zu grösseren und diese wieder zu dem umfangreichen Hauptausführungsgang vereinigen ist hier wie in allen acinösen Drüsen der Fall. Bringt man ein frisches Präparat eines Gallenganges unter das Mikroscop, so sieht man Contractionen in seiner Wand und lebhafte Flimmerung[2]) nach dem Lumen zu. In der That ist die Wand reich an Muskelfasern, circulären und longitudinalen, und das die Wand im Innern auskleidende Epithel besteht fast ausschliesslich aus Flimmerzellen, zwischen denen sich nur wenige Schleimzellen in der bekannten Flaschenform finden. Eigenthümlich ist es nur, dass die letzteren im Sommer zur Zeit lebhaften Stoffwechsels entschieden zahlreicher sind, als im Winter nach langem Fasten. Am besten lässt sich dieser Unterschied aus früher erwähnten Gründen bei Helix pomatia studiren.

Die Wand der Ausführungsgänge ist nicht glatt, sondern bildet überall vorspringende Wülste, wie die Zotten einer Darmwand; das Flimmerepithel fehlt, wie es Leydig[3]) vom Darm nachwies, an einzelnen Stellen, wie auch die Schleimzellen und ist in den Wellenthälern — wenn ich die Zwischenräume zwischen den Zotten so nennen darf — niedriger als auf den Wellenbergen. Es ist übrigens nicht zu verkennen, dass der histiologische Bau des Leberausführungsganges mit dem des Darmes viele Aehnlichkeiten hat: die muskulöse Wand, die Zotten, das Flimmerepithel und die Schleimzellen, sowie die ganze Art, wie der Ausführungsgang in

---

1) Livon, Recherches sur la structure des organes digestifs des Poulpes. Journal de l'anatomie et de la Physiologie etc. XVII. Jahrgang 1881. p. 117.

2) Dasselbe war schon Schlemm u. A. bekannt; Schlemm a. O. p. 21.

3) Leydig, Ueber Paludina etc. p. 164 und 165.

den Darm übergeht, demonstriren an diesem Beispiel sehr schön, dass die Mitteldarmdrüsen der Mollusken „Differenzirungen der Darmwand" sind, „aus der sie als Ausbuchtungen, durch Wucherungen des Entoderms eingeleitet, entstehen"[1]). Wer aber diese Sache bloss vom teleologischen Standpunkte aus beurtheilen wollte, der müsste gestehen, dass die im Ausführungsgang überall sich erhebenden Zotten nicht gerade zweckmässig sind, da sie doch die Passage der von der Leber gelieferten Producte nur hindern können.

Die Gattung Helix.

Von dieser Gattung kamen nur die hier verbreitetsten Species: Helix pomatia, H. hortensis und Helix nemoralis zur Untersuchung. Ich kann gleich bemerken, dass die Leber der einzelnen Species im Grossen und Ganzen wenig Unterschiede zeigte; bei den letzteren beiden Arten war nur das interstitielle Gewebe in den meisten Fällen reicher pigmentirt, als bei Helix pomatia.

„Die Mantelwand des Körpers ist in einen kegelförmigen Eingeweidesack ausgezogen"[2]), in welchem auch die Leber liegt. Bezüglich aller gröberen Verhältnisse verweise ich wieder auf die älteren Forscher: Swammerdam, Cuvier, Meckel, Karsten und Schlemm, und will nur einen Augenblick bei der Umhüllung der Leber verweilen. Schlemm[3]) erklärt, dass er eine besondere, die Leber umhüllende Membran bei den Gasteropoden nicht fände. „Obtegitur hepar in parte exteriore a tunica omnia organa interna cingente; in parte concava interiore propria membrana hepar involvens non observatur."

Allerdings liegt bei Helix die Sache so, dass der convexe Theil der Leber von der allgemeinen Körperwand direct bedeckt wird und eine besondere präparirbare Umhüllungsmembran hier sicher ebensowenig existirt, wie bei Arion. Indessen schickt diese allgemeine Hülle bindegewebige und muskulöse Fortsätze in die Lebersubstanz hinein und man sieht dieselben oft bis tief zwischen die Follikel sich erstrecken.

1) Gegenbaur, Grundriss der vergleichenden Anatomie. II. Aufl. 1878. p. 384 und 385.

2) Huxley, Grundzüge der Anatomie der wirbellosen Thiere. Uebersetzt von Spengel. Leipzig 1878. p. 450.

3) Schlemm a. a. O. p. 21.



Was dann den unteren, concaven Theil der Leber anbetrifft, so kann ich da Schlemm in Bezug auf Helix nicht beistimmen, an dieser Partie existirt eine besondere Membran, die nach aussen zu aus bindegewebigen Elementen und nach der Leber zu hauptsächlich aus Muskelfasern gebildet wird. Von der Anwesenheit derselben kann man sich schon überzeugen, wenn man mit einer Nadel leicht auf sie tupft: man sieht sie sich senken und heben. Man kann sie ferner in toto präpariren und man kann auch nach vorheriger Tinction des ganzen Leberstückes mit Picrocarmin nach Ranvier an Querschnitten durch das ganze Leberstück das Vorhandensein dieser Membran leicht nachweisen.

Alles in Allem genommen kann man demnach auch für die Helixleber mit einer gewissen Einschränkung von einer umhüllenden Tunica serosa und muscularis reden. Die im Bindegewebe verlaufenden Gefässe unterscheiden sich durch den Mangel an kohlensaurem Kalk in der Wand von denen der Gattung Arion, sind aber sonst von sehr ähnlicher Structur. Die feinsten Verzweigungen in der Leber sind auch hier keine echten Capillaren, sondern die Gefässwand geht unmittelbar in die umgebenden Gewebe über. Die letzten Ausläufer dieser Gefässe endigen nun nach meiner Ansicht in eigenthümlichen Spalten, die man überall im Interstitium der Leber findet. Die Einrichtung derselben wird am einfachsten verständlich, wenn man sich vorstellt, dass die bindegewebigen hellen Zellen des Interstitiums sich in Reihen gruppiren und zugleich auseinanderweichen, so dass ein feiner Canal entsteht, dessen Wände eben nur die Zellen sind. Eine solche Spalte ist in Figur 5 dargestellt.

Da über die Membrana propria nichts weiter zu sagen ist, so wende ich mich gleich zur Besprechung der Parenchymzellen. Auch bei der Gattung Helix lassen sich die bei Arion beschriebenen drei Arten von Zellen leicht unterscheiden: man findet Ferment-, Leber- und Kalkzellen.

a. Fermentzellen.

Die Zellen selber, die Bläschen und Fermentkugeln stimmen mit denen überein, die man bei Arion findet. Der hauptsächlichste Unterschied besteht darin, dass die Fermentbläschen und -Kugeln fast durchweg zahlreicher, aber kleiner sind als bei Arion. Alle bei Arion ausführlich beschriebenen Reactionen wurden in

derselben Weise und mit demselben Erfolge bei Helix angestellt.

Was das Ferment selber anbetrifft, so hat Krukenberg[1]) nachgewiesen, dass „bei Helix das Secret in 1%iger Sodalösung, sowie bei neutraler Reaction unwirksam, in sauren Lösungen (in 0,4%iger Essigsäure, 2% Oxalsäure und in 0,1—0,2% Salzsäure) hingegen sehr wirksam sich erwies“; ferner fand er, dass „das Lebersecret der Heliciden und von Limnaeus stagnalis wenigstens im Winterschlafe der Thiere des pankreatischen Enzymes ganz baar ist.“ Das gefundene peptische Enzym hat Krukenberg, da ihm „vollkommen die Fähigkeit abgeht, gekochtes Fibrin zu peptonisiren, während rohes rasch verdaut wird“ (p. 13), zum Unterschiede vom eigentlichen Pepsin mit dem Namen Helicopepsin belegt.

b. Leberzellen.

Auf sie findet alles Anwendung, was bei Arion gesagt wurde.

c. Kalkzellen.

Da auch über diese Zellen nichts zu berichten ist, was von den bei Arion besprochenen abwiche, so kann ich gleich dazu übergehen, die Bedeutung des phosphorsauren Kalks in der Leber für den Organismus zu erörtern.

Schon bei Arion wurde hervorgehoben, dass der kohlensaure Kalk aus den Gefässwänden mit Beginn der kälteren Jahreszeit verschwinde[2]). Im regnerischen und kühlen Sommer des Jahres 1882 bemerkte ich bereits im Monat August, dass die glänzend weissen Gefässe etwas von ihrem Glanz verloren, im September war ihre Farbe grauweiss und an einigen Exemplaren, die ich noch im November fing, waren die Gefässe in ihrer Farbe vom umliegenden Gewebe wenig mehr verschieden, als man es sonst an Helixarten sieht. Aehnlich verhält es sich nun mit dem phosphorsauren Kalk der Leber. Im Hochsommer sind die Kalkzellen der Leber zahlreich und die einzelnen Zellen mit Kalkkörnern geradezu

1) Krukenberg, Vergl.-physiol. Beiträge zur Kenntniss der Verdauungsvorgänge p. 9.

2) Schon Leydig sah, dass der Kalk im Winter aus dem Neurilemm



vollgepfropft; je näher aber der Winter kommt, desto mehr nimmt sowohl die Zahl der Kalkzellen, als auch der in ihnen liegenden Kalkkörner ab. Hiervon kann man sich sowohl an Arion als auch an Helix unzweideutig mit dem Mikroscop überzeugen. Ich war aber bei Helix pomatia in der Lage, die Abnahme des Kalkes in der Leber durch eine noch sicherere Methode nachzuweisen, nämlich durch die quantitative Bestimmung desselben, und durch diese Bestimmungen konnte ich wenigstens für Helix mit Gewissheit feststellen, welche Rolle dieser Kalk für den Haushalt des Thieres spielt.

Bestimmt man nämlich den Aschengehalt der bei 100° C. getrockneten Lebersubstanz zu verschiedenen Jahreszeiten, so findet man, dass derselbe grossen Schwankungen unterliegt. Zur Erklärung derselben bedarf es eines kurzen Berichtes über einige biologische Eigenthümlichkeiten der Helix pomatia.

Nachdem die Thiere den Sommer über in reger Bewegung und jedes auf eigne Faust der Ernährung obgelegen haben, fangen sie mit Beginn der herbstlichen Witterung an sich zu „Völkern" zu vereinigen, kriechen dann an Bäumen, Hecken, Mauern u. s. w. in die Höhe, kleben sich mittelst eines Schleimringes fest und verharren in dieser Situation längere Zeit, nach Gaspard's[1]) Angabe nur 1—2 Tage, nach meiner Beobachtung im Sommer 1881 und 1882 dagegen 3—14 Tage lang, wobei gleich bemerkt sein mag, dass die Zeitdauer von der Witterung abhängt. Nach diesen Vorbereitungen suchen sich die Thiere einen geeigneten Platz[2]) für

---

und überhaupt im Bindegewebe verschwand. Zur Anatomie und Physiologie der Lungenschnecken. Arch. f. mikr. Anatomie Bd. I. 1865. p. 51.

1) Gaspard, Beiträge zur Physiologie der Gartenschnecke. Meckel's Archiv für die Physiologie. VIII. Bd. 1823. p. 243 ff.

2) Es ist ganz erstaunlich, mit welcher Klugheit die Schnecken das beste Winterquartier zu finden wissen. Eine lockere, mit faulenden Blättern durchsetzte Erde lieben sie, weil dieselbe ihnen das Eingraben erleichtert; Plätze, die durch überhängendes Gestrüpp geschützt sind, werden bevorzugt; sie sitzen gern zwischen den Wurzeln von Bäumen und Sträuchern, um alle Vortheile des Terrains für sich zu haben; sanft geneigte Abhänge sind beliebt; dagegen wird die Tiefe der Gräben selber vermieden, weil sie zwar Feuchtigkeit lieben, aber sich der Gefahr des Ertrinkens nicht aussetzen wollen: kurz, ich habe im Winter 1880, als ich die Thiere nothgedrungen in ihren Verstecken suchen musste, immer auf's neue Gelegenheit gehabt, die grosse Geschicklichkeit zu bewundern, mit welcher die Schnecken jeden Vortheil des Orts zum Schutz gegen Witterung und Feinde ausnutzen. Dabei

den Winterschlaf, verkriechen sich in die Erde, so dass die Schalenöffnung nach oben steht und verschliessen dann diese Oeffnung durch den Winterdeckel, Epiphragma, unter dessen Schutz sie die Winterkälte überdauern können. Genaueres über diesen Punkt sehe man in den schönen Arbeiten von Swammerdam[1]) und Gaspard.

Es beträgt nun die anorganische Substanz in der Leber eingedeckelter Thiere mitten im Winter nach Versuch I der am Schluss beigefügten Tabelle 10,26 % der trocknen Lebersubstanz. Sobald aber die Thiere im Frühjahr mit steigender Wärme und bei genügender Feuchtigkeit den Deckel abgeworfen haben und zu fressen beginnen, steigt der Aschengehalt der Leber rapide. Im Mai 1882, in welchem Jahre wir uns allerdings eines ungewöhnlich frühen und schönen Lenzes erfreuten, fand ich in der Leber (Versuch II) schon 20,24 % der Trockensubstanz und im September 1880 ergab sich als Maximum der anorganischen Bestandtheile 25,72 %. Aus diesen Zahlen ergiebt sich zunächst, dass die in der Leber vorhandenen organischen Stoffe aus der Nahrung[2]) stammen und in der Leber aufgehäuft werden.

---

habe ich auch die Ueberzeugung gewonnen, dass nicht der blinde „Instinct" allein sie leitet, obgleich allerdings eine durch Vererbung erlangte Fertigkeit nicht bestritten werden kann; sicher ist aber dabei, dass die Jungen von den Alten lernen, oder wenigstens lernen können, wie man sich bei nahendem Winter zu verhalten habe: sehr oft sah ich die Alten schon an Bäumen sitzen und sich zur Deckelbildung vorbereiten, oder schon eingegraben, während die Jungen noch unbekümmert um die Zukunft dem Fressen oblagen. Damit hängt auch die merkwürdige Thatsache zusammen, dass man die Thiere immer in Völkern an geeigneten Plätzen vereinigt findet; wenn ich bei meinen Excursionen — hauptsächlich im sog. „Quantiusloch" in Bonn — erst eine eingedeckelte Helix glücklich gefunden hatte, dann war ich fast absolut sicher, in der nächsten Umgebung weitere Beute zu finden. Ein solches „Volk" hat immer die verschiedensten Jahrgänge aufzuweisen; so fand ich in einer Colonie 13 grosse Helix 3—6 Jahre alt, 3 zweijährige, 2 einjährige. Dabei mag bemerkt sein, dass ich das Alter der Thiere nach der Zahl der Windungen schätze: die ältesten Thiere zeigen ca. $4^1/_2$, die jüngsten $2^1/_2$ Schalenwindungen.

1) Swammerdam a. a. O. p. 145.

2) Ein Theil dieser Stoffe wird auch direct von den Schnecken gefressen; Leydig berichtet (Ueb. Verbreit. d. Thiere i. Rhöngebirge etc. p. 118): „Die lebenden Schnecken benagen das leere Gehäuse bis zur Durchlöcherung, oder bemächtigen sich des Kalkes wenigstens insoweit, dass nur das Chitin-

Untersucht man ferner die Leber von Thieren, die sich eben eingedeckelt haben (Versuch V, 28. October 1880), so zeigt sich, dass in diesen der Aschengehalt plötzlich wieder auf 10,50% gesunken ist.

Diese enorme Abnahme der anorganischen Substanz muss offenbar mit einer plötzlichen bedeutenden Ausscheidung solcher Bestandtheile in Beziehung stehen, und diese Ausscheidung besteht in der Bildung des Winterdeckels. Allerdings wird ja dieser Deckel direct von den Kalk- und Schleimdrüsen [1]) des Mantels producirt; aus ganz bestimmten Gründen muss ich mich aber dahin aussprechen, dass bei dieser Bildung indirect auch die Leber betheiligt ist. Die Analyse der Aschenbestandtheile des Winterdeckels ergibt nämlich einen ziemlich bedeutenden Gehalt an phosphorsaurem Kalk, eine Thatsache, die einige Forscher deshalb mit Erstaunen constatirt haben, weil die Schale des Thieres selber fast gar keine Phosphorsäure enthält.

Zum Vergleich stelle ich die betreffenden Analysen [2]) neben einander:

	Epiphragma.	Schale.
Kohlensaurer Kalk . .	86,75	90,07
Kohlensaure Magnesia .	0,96	0,98

häutchen übrig bleibt.“ Ebenso sagt Clessin (Ueber den Einfluss kalkarmen Bodens auf die Gehäuseschnecken. Correspondenzblatt des zool.-min. Vereins in Regensburg 26. Jahrgang, 1872. p. 52): „Anderweitig gemachte Beobachtungen haben mir die Gewissheit verschafft, dass unsere Gehäusemollusken ihr Kalkbedürfniss durch Belecken kalkhaltiger Erden und Steine ergänzen müssen und dass der mit der Nahrung aufgenommene Kalk unter keiner Bedingung hinreichend ist, das zum Hausbau nöthige Material zu liefern.“ Ich selber habe sowohl Arion empiricorum als auch Helix pomatia in Schutt- und Aschenhaufen und an alten Mauern Kalk fressen sehen; auch habe ich unzählige Male beobachtet, dass Helix pomatia bei Lebzeiten den Rand ihrer eignen Schale abnagte, allerdings meist dann, wenn sie nicht genug Nahrung hatte; manchmal traf ich sie aber auch in dieser eigenthümlichen Beschäftigung, wenn frische Blätter von Salat oder Kohl unter ihr lagen.

1) Der wulstige Mantelrand der Helicinen ist ganz besonders reich an Kalkdrüsen. Vgl. Leydig, die Hautdecke und Schale der Gasteropoden p. 232. Diese „Kalkdrüsen“ sind nach Leydig keine echten Drüsen; „sie stellen sich vielmehr als kalkerfüllte Bindesubstanzzellen dar, welche die Schleimdrüsen umgeben.“ p. 233.

2) Nach den Analysen von Berth. Wicke, mitgetheilt in Bronn a. a. O. p. 1187.

	Epiphragma.	Schale.
Phosphorsaure Erden .	5,36	0,85
Phorphorsaures Eisenoxyd	0,16	
Kieselerde	0,35	1,15
Organische Substanzen .	6,42	0,95

Ebenso hatte Wilhelm Wicke[1]) früher in der Deckelasche 5,73% phosphorsauren und 94,24% kohlensauren Kalk gefunden; Döring[2]) fand 5,8668% phosphorsauren Kalk und ich selber 3,83% Phosphorsäure (als Pyrophosphorsäure berechnet); diese Resultate, die wohl übereinstimmen, beweisen zur Genüge, dass der Gehalt der Deckelasche an Phosphorsäure auch in den verschiedensten Gegenden ein ziemlich constanter ist.

Meine Ansicht ist nun, dass der phosphorsaure Kalk im Winterdeckel zum grössten Theil aus der Leber stammt. Dass der Mantel unter gewöhnlichen Verhältnissen fast nur kohlensauren und keinen phosphorsauren Kalk enthält, geht schon daraus hervor, dass er ja die Schale bildet, die, wie die Analysen[3]) übereinstimmend zeigen, fast frei von Phosphorsäure ist. Der Mantel ist es aber auch, der das Epiphragma baut und dieses enthält, wie wir sahen, beinahe 6% phosphorsaure Salze! Die Anwesenheit der letzteren wird, wie ich meine, am einfachsten durch die Annahme erklärt, dass dieselben zur Vervollständigung des nöthigen Baumaterials von der Leber, die den Ueberfluss nicht braucht, geliefert wird.

Diese Ansicht hat eine Stütze in folgenden Thatsachen. Prüft man kleinere hanfkorn- bis linsengrosse Stücke des Mantels vom Winter bis zum Hochsommer auf Phosphorsäure, so bekommt man gar keine oder nur eine sehr schwache Reaction, während zu derselben Zeit gleich grosse Stücke der Leber stets eine sehr intensive Phosphorsäurereaction liefern.

Untersucht man dann beide Organe kurze Zeit vor dem Stadium des Eindeckelns[4]), so findet man, dass jetzt der Mantel

1) Annalen der Chemie Bd. 87. p. 224.

2) A. Döring, Bemerkungen über die Bedeutung und Untersuchungen über die chemische Zusammensetzung der Pulmonatenschale. Dissertation. Göttingen 1871. p. 33.

3) Ausser der schon mitgetheilten Analyse von B. Wicke will ich nur noch die von Döring (a. a. O. p. 33) erwähnen, die mit der Wicke'schen sehr wohl übereinstimmt. Vergl. auch Soy's Analyse (Annal. d. Chemie Bd. 82. p. 365.

4) Es wurde schon oft angedeutet, dass der Zeitpunkt des Eindeckelns

verhältnissmässig reich an Phosphorsäure ist, während die Leber entsprechend ärmer an phosphorsauren Salzen geworden ist. Dies wird schon durch die qualitative Analyse bewiesen, ich kann es aber durch eine Vergleichung der absoluten Gewichte der Phosphorsäure im Deckel und der in der Leber noch besser demonstriren.

Ich fand das Gewicht der Asche von 19 Winterdeckeln = 6,0676; also Aschengewicht eines Deckels = 0,2193. In dieser Asche war 3,83 % Phosphorsäure enthalten, also enthält die Asche eines Deckels = 0,0122 Pyrophosphorsäure. Die Leberasche von 3 Thieren betrug zur Zeit des höchsten Gehalts an anorganischen Bestandtheilen 25,72 % = 0,1160; also Aschengewicht einer Leber = 0,0387. Nach dem Eindeckeln enthält die Leber nur noch 10,50 % Asche, d. h. sie verliert 60 % derselben. Dieser Verlust beträgt also 0,0387. 0,60 = 0,0232. Da in der Leberasche im Mittel 55 % Pyrophosphorsäure enthalten sind, so enthält also die aus der Leber verschwundene Asche = 0,0128 Pyrophosphorsäure, d. h. der neugebildete Winterdeckel enthält fast genau soviel Phosphorsäure, als die aus der Leber verschwundenen anorganischen Bestandtheile.

Die Wanderung dieser Stoffe aus der Leber in den Mantel geschieht beim Eintritt der kühleren Witterung, und ich bin der Meinung, dass dieselbe gerade dann ihren Höhepunkt und Abschluss erreicht, wenn die Thiere, wie oben berichtet wurde, an Baumstämmen, Hecken und Mauern längere Zeit ohne zu fressen zubringen.

Der phosphorsaure Kalk ist für die Structur des Epiphragma von besonderer Wichtigkeit, weil er nach W. Wicke[1]) seine Haltbarkeit und Widerstandsfähigkeit erhöht. Nach ihm findet sich der phosphorsaure Kalk in gewissen Wärzchen auf der Aussen- und Innenseite des Deckels, dem diese ihrer grösseren Festigkeit halber eine Art schützende Decke bilden. An der Stelle, wo sie fehlen, findet man den Deckel sehr häufig angegriffen, vielleicht durch die Kohlensäure des Wassers. Da den Deckeln die feine

---

nicht genau bestimmt werden kann, da er sich nach der Witterung richtet. Im schönen Sommer 1880 habe ich im September nur wenige eingedeckelte Schnecken gefunden, während sie im kühlen und regnerischen Sommer der Jahre 1881 u. 1882 schon im August sich dazu vorbereiteten.

1) A. a. O. p. 224.

Epidermis fehlt, welche das Gehäuse umkleidet, könnten jene Wärzchen einen Ersatz dafür bieten; an der innern Deckelfläche schützen sie vielleicht gegen die eignen Secrete des Thieres.

Nachdem somit meines Erachtens die Betheiligung des phosphorsauren Kalkes in der Leber bei der Bildung des Deckels festgestellt war, suchte ich zu erforschen, ob derselbe auch sonst noch für den Organismus eine physiologische Bedeutung habe. Zu dem Zwecke wählte ich eine grössere Anzahl gleich grosser, am selben Ort gefangener Weinbergschnecken [1]) aus und theilte sie in zwei Hälften, die nachher in zwei besondern Behältern, aber sonst bei gleichen Bedingungen der Ernährung, der Feuchtigkeit, der Wärme und des Lichts gehalten wurden. Die eine Hälfte wurde operirt, d. h. ich brach mit einer kleinen scharfen Knochenzange Stücke der Schale an der zweiten und dritten Windung aus, so dass die Niere und ein Theil der Leber freilag, sonst aber Schale und Körper des Thieres unverletzt blieb. Bei genügender Vorsicht gelingt diese Operation, ohne dass die Thiere verwundet werden und bluten; dass etwa verletzte oder während des Versuchs gestorbene nicht mit zur Untersuchung verwandt wurden, mag nebenbei erwähnt werden. Es ist nun ganz überraschend zu sehen, wie schnell der Thierkörper diesen erheblichen Eingriff wieder ausbessert. Schon während der Operation zieht sich das Thier mit grosser Gewalt in die Schale zurück und bleibt darin längere Zeit ohne zu fressen. Nach einigen Tagen aber ist die operirte Stelle schon mit einer dünnen Kalkschicht bedeckt, die rasch an Dicke zunimmt, bis sie nach einigen Wochen die Stärke der ursprünglichen Schale erreicht hat. Untersucht man nun nach mehreren Tagen die Lebern der operirten und die der nicht operirten Thiere, so ergibt sich, dass der Aschengehalt der Leber bei den operirten geringer geworden ist als der bei den normalen Thieren. So zeigte die Leber normaler Thiere (VII) einen Aschengehalt von 11,11% der Trockensubstanz, die operirter Thiere nach 4 Tagen nur 10,17 und nach 14 Tagen 9,68%; dabei ist zu bemerken, dass

---

1) Da ich diese Versuche erst im November begann und zu der Zeit Helix pomatia in unserer Gegend schwer zu haben ist, so hatte Herr Prof. Dr. Nussbaum die Güte, mir durch Vermittlung seines Herrn Bruders einen ganzen Korb voll „escargots" aus Paris, wo sie bekanntlich einen sehr geschätzten culinarischen Artikel bilden, zu besorgen. Die Thiere kamen wohl hier an, zwei waren eingedeckelt, die übrigen dem Eindeckeln nahe.



bei diesen Pariser Schnecken, die dem Eindeckeln nahe waren, schon fast aller Kalk aus der Leber in den Mantel gewandert war, wie die qualitative Untersuchung auf Phosphorsäure deutlich nachwies, und dass desshalb naturgemäss die Differenzen im Aschengehalt der Leber nur gering sein konnten. Nimmt man aber echte Sommerthiere, deren Leber noch allen phosphorsauren Kalk enthält, so ist die Abnahme der Leberasche nach einer Operation viel evidenter. Während bei normalen Sommerthieren die Mineralbestandtheile der Leber 25,72% der Trockensubstanz ausmachten (III), betrugen sie bei 4 Tage vorher operirten Thieren nur noch 16,99% (IV).

Da nun solche operirten Thiere wenig oder nichts fressen, so könnte man den Einwand erheben, dass der Leberkalk in Folge des Fastens abgenommen habe. Um diesem Einwand die Spitze abzubrechen, wurden zwei andere Versuche angestellt. Eine Anzahl von Schnecken wurde mit dem Lieblingsfutter (frische Kohlblätter) reichlich gefüttert, während eine andere Partie fasten musste. Die nach 10 resp. 8 Tagen vorgenommene Untersuchung ergab für die gefütterten Thiere 11,46% (IX), für die anderen 11,10% (VIII) an: organische Bestandtheile, welche Zahlen von der unter normalen Verhältnissen gefundenen 11,11% (VII) so wenig abweichen, dass man dem Fasten resp. der Fütterung für eine so kurze Frist und namentlich in jener Jahreszeit (Winter) keinen erwähnenswerthen Einfluss zuschreiben kann. Um ferner zu erproben, ob auch bei eingedeckelten Thieren, in deren Leber also normalerweise der geringste Aschengehalt vorauszusetzen war, durch eine Operation der Kalkgehalt der Leber noch weiter herabgedrückt werden konnte, wurden die Versuche V und VI angestellt.

Ich suchte in Bonn 24 eingedeckelte Helix pomatia zusammen und bestimmte bei 12 derselben die Leberasche mit 10,50% (V). Bei den andern 12 entfernte ich das Epiphragma und die tiefer liegenden Schleimdeckel[1]), operirte die Thiere in der besprochenen Weise und gab ihnen Kohl- und Rübenblätter, von denen sie aber nur wenig frassen. Nach 23 Tagen, während welcher Zeit 4 Thiere gestorben waren, wurde die Leber der 8 übrigen untersucht und ergab einen Aschengehalt von 9,53%; die Leber hatte also in der That noch ca. 1% ihrer anorganischen Bestandtheile abgegeben. Es ergibt sich aber aus diesen Versuchen, dass die mit Kalk er-

1) Vgl. Gaspard a. a. O. p. 244 und 245.

füllte Sommerleber zwar leicht von ihrem Ueberfluss abgibt, dass sie aber im Winter den ihr verbliebenen Rest — ca. 10% — hartnäckig festhält. Ob nun dieser Rest vielleicht im nächsten Frühjahr bei der Neubildung von Zellen verwandt wird, kann ich nicht entscheiden, es mag nur diese Möglichkeit angedeutet werden, weil ein begabter Forscher, C. Schmidt[1]), dem phosphorsauren Kalk eine besondere physiologische Wichtigkeit für die Zellbildung zuschreibt.

Durch diese Versuche ist wohl soviel bewiesen, dass der Kalk in der Leber ein Reservematerial ist, welches sowohl bei der Bildung des Winterdeckels als auch bei der Reparatur von Schalendefecten zur Verwendung kommt.

Auf den ersten Blick erscheint es nun sehr merkwürdig, dass diese neugebildeten Schalenpartien nicht, wie man vermuthen sollte, viel phosphorsauren Kalk enthalten, sondern dass sie wie die übrige Schale fast ganz aus kohlensaurem Kalk bestehen. Indessen werden ja diese neuen Schalentheile direkt nur von den darunter liegenden Kalkdrüsen der Haut gebildet, die ausschliesslich kohlensauren Kalk enthalten. Es bleibt also dabei nur die Annahme übrig, dass der phosphorsaure Kalk der Leber, der ja zunächst aus der Leber in den Darm, von da in den Kreislauf gelangt und erst vom Blut aus an den Ort seiner Bestimmung geführt werden kann, irgendwo eine Umwandlung in kohlensauren Kalk erleidet, oder aber, dass durch den Eintritt des phosphorsauren Kalkes in den Kreislauf eine im Blut enthaltene Verbindung von Kalk mit einer anorganischen Substanz (Albumin) verfügbar und am Ort des Bedarfs in geeigneter Form verwandt wird. Letztere Annahme macht schon C. Schmidt[2]): „Die Function dieser — nämlich des Drüsenepithelium der mittleren Schicht des Mantels von Anodonta — ist offenbar die, das Blut zu zerlegen, eine schon durch die Kohlensäure der Luft oder des Wassers zersetzbare Verbindung von Albumin mit Kalk gegen die Schale hin zu secerniren, den phosphorsauren Kalk dagegen zurückzuhalten und den Organen zurückzuliefern, die seiner zum Zellbildungsprocess bedürfen (Hode

1) C. Schmidt, Zur vergleichenden Physiologie der wirbellosen Thiere. „Der phosphorsaure Kalk steht in inniger Beziehung zum Zellbildungsprocess und zwar besitzt wahrscheinlich nur eine lösliche Verbindung von Albumin mit demselben nach bestimmten Verhältnissen die zu jenem Processe erforderlichen physikalisch-chemischen Qualitäten.“ p. 73 und 74.

2) C. Schmidt, Zur vergl. Physiologie der wirbellosen Thiere p. 56.

und Eierstock)." Der Grund, dass der phosphorsaure Kalk bei der Deckelbildung als solcher verwandt wird, während er bei der Schalenreparatur in kohlensauren umgewandelt wird, muss dann vielleicht darin gesucht werden, dass die Deckelbildung in kurzer Zeit (in wenigen Stunden) vor sich geht, während bei der Schalenbildung mehrere Tage verwandt werden.

Eine solche Schalenreparatur ist nun viel öfter erforderlich, als man glaubt. Wer einmal gesehen hat, wie ausserordentlich zart der neugebildete Schalenrand namentlich bei jüngeren Thieren ist, wird auch begreifen, dass jeder Fall, jeder äussere Insult das zarte Gebilde verletzen muss.

Schon Swammerdam[1]) wusste das und erklärte daraus, dass man später so viele Gehäuse mit Narben und Buckeln besetzt findet. So fand ich am 23. Aug. 1882 unter 30 jungen Thieren 18 mit deutlichen Verletzungen an der Schale, am 28. Oct. 1880 unter 24 eingedeckelten Thieren 17 mit verletzten und wieder reparirten Schalen, also 60—70%.

Ob auch unter normalen Verhältnissen der Leberkalk bei der Schalenbildung eine Rolle spielt, vermag ich nicht zu entscheiden; ich neige aber mehr zu der Ansicht, dass derselbe nur als Reservematerial in Fällen der Noth zur Verwendung kommt, weil ich dafür directe Beweise habe.

Es mag nun noch ausdrücklich hervorgehoben werden, dass der grössere oder geringere Reichthum der Leber an phosphorsaurem Kalk, der ja hier vorzugsweise in Betracht kommt, auch mit Hülfe des Mikroscops sehr wohl festgestellt werden kann.

Während bei Sommerthieren die Leber sehr reich an Kalkzellen ist und diese wieder mit Kalkkörnern vollgepfropft sind, enthält die Leber operirter und besonders eingedeckelter Thiere viel weniger Kalkzellen und in denselben viel weniger Kalkkörner. Demnach steht der mikroscopische Befund mit der Gewichtsbestimmung vollständig im Einklange.

Aus manchen Gründen erschien es mir nun wünschenwerth, auch die Bestandtheile der Aschen aus verschiedenen Versuchen zu bestimmen. Hierbei verfuhr ich nach Anweisung des Herrn Geheimrath Prof. Dr. A. Kekulé in folgender Weise.

---

1) Swammerdam a. a. O. p. 146.

Die trockene Substanz wurde auf einer flachen Platinschale in der Muffel bei schwacher Rothgluth in ca. 12 Stunden verascht, wobei das Schmelzen der Asche vermieden wurde. Die erhaltene Asche wurde zerrieben und gemischt und darauf eine kleinere Menge zu qualitativen Bestimmungen verwandt. Dabei ergab sich, dass fast die ganze Asche aus phosphorsaurem Kalk und phosphorsaurer Magnesia bestand, und dass die in der Asche enthaltene Phosphorsäure, wie man erwarten konnte, Pyrophosphorsäure war, entstanden durch Glühen orthophosphorsaurer Salze mit 2 Aequiv. fixer Base. Darauf wurde eine kleinere Menge Asche (1) zur Bestimmung von Chlor und Schwefelsäure abgewogen, der Rest (2) zur Bestimmung der übrigen Bestandtheile (CaO, MgO, Fe_2O_3, P_2O_5) verwandt.

Asche (1) wurde mit destillirtem Wasser extrahirt und in dem mit Salpetersäure angesäuerten Extract das Chlor mit salpetersaurem Silber gefällt. Es ergaben sich immer nur geringe Mengen von Chlorsilber. Das überschüssige Silber wurde aus der Lösung durch Salzsäure gefällt, filtrirt und im Filtrat die Schwefelsäure durch Chlorbaryum gefällt. Der entstehende schwache Niederschlag wurde einige Zeit gekocht, nach 24stündigem Stehen filtrirt, getrocknet, geglüht und gewogen.

Asche (2) wurde in wenig heisser conc. Salzsäure gelöst, ungelöste Kohle und Sand abfiltrirt und gewogen, die salzsaure Lösung zur Trockene abgedampft, der Rückstand in Salzsäure gelöst, die ungelöst bleibende Kieselsäure abfiltrirt, getrocknet, geglüht, gewogen und mit Kohle und Sand in Abzug gebracht. Das Filtrat wurde mit Ammoniak versetzt, der Niederschlag in wenig Salzsäure wieder gelöst, dann etwas essigsaures Natron und freie Essigsäure zugefügt, der entstehende schwache Niederschlag von phosphorsaurem Eisenoxyd abfitrirt, und im Filtrat der Kalk durch Ammoniumoxalat gefällt; die vom oxalsauren Kalk abfiltrirte Flüssigkeit wurde mit Ammoniak übersättigt, wodurch alle Magnesia als Ammonium-Magnesium-Phosphat gefällt wurde und dann aus dem mit Salmiak versetzten Filtrat der Rest der Phosphorsäure durch Magnesiumsulfat niedergeschlagen.

Nach dieser Methode fand ich in 100 Theilen Asche aus verschiedenen Versuchen die auf beigegebener Tafel am Schluss mitgetheilten Werthe. Aus dem gefundenen Mittel lassen sich die Aschenbestandtheile in ihren natürlichen Verbindungen berechnen, wenn man für das Schwefelsäureanhydrid die zugehörige Gewichtsmenge Kalk, für Eisenoxyd Phosphorsäure in Anspruch nimmt, den Ueberschuss an Phosphorsäure auf Alkalien (hauptsächlich Natrium, da

wenig Kalium vorhanden ist) und das gefundene Chlor auf Chlornatrium berechnet.

Im Allgemeinen ergibt ein Vergleich der Analysen, dass der jeweilige Zustand des Thieres fast gar keinen Einfluss auf die Zusammensetzung[1]) der Leberasche hat: gefütterte, eingedeckelte und operirte Thiere zeigen nur Unterschiede im Gesammtgewicht der anorganischen Bestandtheile. Daraus folgt, dass die Leber ihren ganzen Vorrath an Mineralsubstanzen mobil machen muss, auch wenn nur einzelne Bestandtheile (phosphorsaurer Kalk) erforderlich sind und verwandt werden. Diese auf den ersten Blick überraschende Thatsache wird erklärlicher, wenn man bedenkt, dass der Leber nur ein einziger Mechanismus bei der Ausübung ihrer Thätigkeit zur Verfügung steht, nämlich die Secretion, also in diesem Falle vorzugsweise die Secretion der Kalkzellen.

In den letzteren sind die Phosphate der alkalischen Erden in unlöslicher Form, also wohl alle Phosphate als neutrale Salze: $(PO_4)_2Ca_3$, $(PO_4)_2Mg_3$, PO_4Na_3 vorhanden, woraus schon allein auf die alkalische Reaction der Kalkzellen geschlossen werden kann. Werden dieselben aber von der Zelle ausgestossen, so gelangen sie in das saure Lebersecret, — die Säure wird wahrscheinlich von den Fermentzellen geliefert! — und werden dadurch in lösliche saure Salze verwandelt: PO_4CaH, PO_4MgH und PO_4Na_2H. Ueber die weitere Wanderung und Umwandlung derselben wurde schon oben gesprochen. Wo aber bleibt die Magnesia, von der wir in der Leberasche 11,31%, in der Schale und im Deckel fast gar nichts finden? Am nächsten liegt die Vermuthung, dass sie wenigstens zum Theil direct aus dem Darm als unlösliche phosphorsaure Ammoniak-Magnesia mit den Faeces ausgeschieden wird, was ja bekanntlich bei allen Thieren vorkommt; ich glaube aber aus Versuch XIII schliessen zu dürfen, dass auch ein Theil durch die Nieren wegbefördert wird, da ich in der Nierenasche 2½% Phosphorsäure und 3½% Kalk weniger, aber gerade soviel Magnesia fand, als in der Leberasche.

Es ist hier der Ort, in aller Kürze noch der biologischen Bedeutung des Kalkes für die nahestehenden Gattungen Arion und

1) Nur der Gehalt an Phosphorsäure ist etwas schwankend; abgesehen von den Fehlern, die bei den kleinen anwendbaren Aschenmengen nicht zu vermeiden waren, mag auch der Phosphorsäuregehalt vom Blutgehalt der Leber abhängig sein, in welchem sich lösliche phosphorsaure Alkalien finden. (Versuch XII.)

Limax zu gedenken. Da bei diesen Gattungen die äussere Haut den Schutz gegen die Aussenwelt übernehmen muss, was sie freilich in viel unvollkommenerem Masse leistet, als die Schale der Gehäuseschnecken, so suchte ich bei Arion festzustellen, ob die kalkreiche Leber und die Gefässe im Winter einen Theil ihres Kalkes zur Verstärkung der Haut abgeben. Es sollte demgemäss der Kalkgehalt der Leber und der Haut im Sommer und im Winter verglichen werden. Diese Versuche sind aber daran gescheitert, dass mir alle Thiere trotz sorgsamer Pflege mit Beginn des Winters starben und im Freien Arion zur Winterszeit allzuschwer zu finden ist.

Indessen findet die oben von mir vertretene Ansicht eine Stütze in den Beobachtungen und Anschauungen früherer Forscher. Semper[1]) sagt: „Es erscheint also die Annahme nicht unwahrscheinlich, dass das Bindegewebe als eine kalkführende Vorrathskammer anzusehen sei, die in Zeiten der Noth und des Mangels von ihren aufgespeicherten Schätzen hergeben muss zum Gedeihen des Besitzers“ .... Andererseits meint er, dass „die dichteren Kalkmassen, wie man sie namentlich auch im Fusse entwickelt antrifft, hauptsächlich dazu bestimmt zu sein scheinen, der äusseren Haut eine gewisse Festigkeit zu verleihen.“

Ebenso hat wohl Leydig[2]), der den Unterschied im Kalkgehalt des Bindegewebes im Winter und Sommer meines Wissens zuerst direct beobachtet hat, seinem Befunde eine biologische Bedeutung zugeschrieben, da er fragt: „Ist diese Erscheinung vielleicht physiologisch, wird etwa während des Winterschlafs der Kalk regelmässig resorbirt und erst wieder während der wachen Lebensperiode abgeschieden?“

Dass schon zu gewöhnlichen Zeiten der Kalk für die Haut von Arion und Limax eine grosse Bedeutung hat, zeigt schon die histologische Untersuchung der Haut und ein leicht anzustellender Versuch. Fasst man nämlich einen Arion oder Limax (besonders Limax agrestis) mit der Hand etwas unsanft an, so sondert die Haut fast augenblicklich einen manchmal pigmentirten, zähen Schleim[3])

---

1) Semper a. a. O. p. 380. Seine Angaben über die „Rolle, die der kohlensaure Kalk im Stoffwechsel der Lungenschnecken zu spielen hat“ (p. 378—381), sind überhaupt sehr beachtenswerth.

2) Leydig, Zur Anatomie und Physiologie der Lungenschnecken. Archiv f. mikrosc. Anatomie. I. Bd. 1865. p 51, 52.

3) Genaueres über die Beschaffenheit desselben und die Verschieden-

ab, der offenbar einen guten Schutz gegen Feinde[1]) abgibt. Dieser Schleim nun enthält fast immer ziemlich viel kohlensauren und sehr wenig phosphorsauren Kalk, durch dessen Beimengung derselbe copiöser und dickflüssiger wird. Der so verausgabte Kalk muss offenbar von innen her ersetzt werden und hier spielt jedenfalls auch die Leber eine Rolle. — Im Zusammenhang mit dem Gesagten scheint mir desshalb die Annahme wohl gerechtfertigt, dass auch im Winter der aus der Leber und den Gefässen verschwundene Kalk grösstentheils in der Haut abgelagert wurde.

Zum Schluss will ich mich noch darüber aussprechen, warum ich für die Mitteldarmdrüse der Gasteropoden nicht, wie z. B. Weber es für die der Crustaceen that, einen neuen Namen vorgeschlagen habe. Sie ist mehr als eine „Leber", denn sie bildet auch Fermente; sie ist aber auch mehr als ein „Hepatopancreas", denn sie ist zugleich ein Stapelplatz für phosphorsauren Kalk. Und damit sind ihre Functionen noch nicht erschöpft: Sie producirt Glycogen, Diastas, Zucker, Fett u. s. w. Da ich es demnach schlechterdings für unmöglich halte, allen ihren Leistungen durch ein neuzubildendes Wort Ausdruck zu verleihen, so bleibe ich bei dem alten Namen „Leber" — zumal ich überzeugt bin, dass alle Welt sie stets „Leber" nennen würde, auch wenn ich eine sehr schöne neue Bezeichnung fände.

Ergebnisse.

1) Die Leber der Gattungen Arion und Helix ist eine zusammengesetzte acinöse Drüse, deren Parenchym von einer lückenhaften Serosa und

---

heiten bei den einzelnen Arten hat Leydig mitgetheilt: Die Hautdecke und Schale der Gasteropoden etc. p. 234 und 235.

1) Dafür ein Beleg in Bezug auf Helix pomatia, bei der die Schleim- und Kalkdrüsen des Mantels den Schutz übernehmen. Am 30. Mai 1881 warf ich einem hungrigen Igel, der im Institut gehalten wurde, eine Weinbergschnecke vor. Als er mit seiner spitzen Schnautze hastig in die Schalenöffnung des Thieres fuhr, zog sich dasselbe noch tiefer zurück und sonderte dabei den bekannten zähen, kalkhaltigen, widerlich riechenden Schleim ab. Da dieser Schleim dem Igel sehr bald die Nase verstopfte, versuchte er denselben durch Wühlen in der Erde zu entfernen. Dadurch machte er die Sache aber noch schlimmer, so dass er mit ängstlichem Schnaufen von weiteren Angriffen abstand und ruhig litt, dass ich ihm mit einer Pincette die zähen Schleim- und Erdmassen wegnahm.

Muscularis und einer rings geschlossenen Tunica propria umgeben ist.

2) Der einschichtige Epithelbelag der Follikel enthält drei Zellarten: Ferment-, Leber- und Kalkzellen.

3) Die Ernährung der Leber wird bewerkstelligt durch die Arteria hepatica, deren letzte Ausläufer in Bindegewebsspalten endigen; letztere communiciren mit dem die Leber umgebenden Blutsinus.

4) Der Epithelbelag der Gallengänge besteht aus Wimper- und Schleimzellen, an manchen Stellen aber nur aus Cylinderepithelzellen.

5) Die Leber enthält besondere nervöse Apparate.

6) Die Fermentzellen der Leber bilden Bläschen mit braun gefärbten Fermentkugeln; das Ferment verdaut in saurer, neutraler und alkalischer Lösung.

7) Die Leberzellen excerniren kleine Bläschen mit gelblichem, krümeligem Inhalt, der mit den Faeces entleert wird.

8) Die Kalkzellen enthalten glänzende Kügelchen von phosphorsaurem Kalk.

9) Während des Sommers wird in der Leber phosphorsaurer, in den Gefässwänden und sonst im Bindegewebe kohlensaurer Kalk aufgespeichert; dieser Kalkvorrath wird verwandt: a) im Winter bei Helix zur Bildung des Winterdeckels, bei Arion wahrscheinlich zur Festigung der Haut; b) bei Helix zur Reparatur der Schale, bei Arion zum Ersatz des abgesonderten kalkhaltigen Hautschleims.

10) Wenn auch nur ein einziger Bestandtheil der Leberasche (Kalk) irgendwo im Organismus erforderlich ist, gibt die Leber alle übrigen Bestandtheile in gleichem Verhältniss ab, demnach schwankt wohl das Gesammtgewicht der Asche, aber nicht der Procentgehalt ihrer Bestandtheile.

11) In der Leber der Gasteropoden ist eine ganze Anzahl von Functionen vereinigt, die bei höheren Thieren auf viele einzelne Organe vertheilt sind.

Uebersicht der Versuche.

r.	Versuch	Frische Substanz		Trockensubstanz		Asche	
		Gew.	Reaction	Gewicht	% d. frisch. Substanz	Gewicht	% d. Trockensubst.
I.	Lebern von 10 Helix pomatia, eingedeckelt (Winterthiere), gesammelt in Bonn (Quantiusloch), am 20. December 1880 präparirt.	13,0906	schwach sauer.	3,5288	26,95	0,3620	*10,26*
II.	Lebern von 12 Helix pomatia, normal (Sommerthiere), gesammelt in Bonn, am 6. Mai 1882 präparirt.	14,0000	neutral.	3,3396	23,85	0,6759	*20,24*
II.	Lebern von 3 Helix pomatia, normal (Sommerthiere), wohlgenährt, Bonn, am 21. Septbr. 1880 präparirt.	1,7400	neutral.	0,4510	25,92	0,1160	*25,72*
V.	Lebern von 4 H. p., operirt (Sommerthiere), präp. am 21. Septbr. 1880. 4 Tage vorher war den Thieren ein Theil der Schale weggebrochen worden. Bonn.	2,2449	neutral.	0,6887	30,67	0,1170	*16,99*
V.	Lebern von 12 H. p., eingedeckelt (Winterthiere), Bonn, präparirt am 28. Oct. 1880.	10,4000	schwach sauer.	2,7447	26,39	0,2883	*10,50*
VI.	Lebern von 8 H. p., eingedeckelt, operirt, nach 23 Tagen untersucht, Bonn, 22. Nov. 1880.	9,3976	sauer.	2,8058	29,86	0,2673	*9,53*
II.	Lebern von 22 H. p. aus Paris, normal, wohlgenährt, präp. am 10. Nov. 1880.	16,8000	sauer.	4,3117	25,66	0,4789	*11,11*
I.	Lebern von 16 H. p. aus Paris, nach achttägigem Fasten präp. am 11. Nov. 1880.	12,9307	neutral.	3,0945	23,93	0,3435	*11,10*
X.	Lebern von 16 H. p. aus Paris, nach 10tägigem Füttern präp. am 13. Nov. 1880.	16,2906	sauer.	3,9280	24,11	0,4500	*11,46*
X.	Lebern von 13 H. p. aus Paris, denen vor 4 Tagen ein Theil der Schale weggebrochen war, präp. am 14. Nov. 1880.	12,6906	schwach sauer.	3,5306	27,79	0,3600	*10,17*
I.	Lebern von 10 H. p. aus Paris, operirt, und nach 14 Tagen untersucht. 14. November 1880.	11,1200	sauer.	2,8848	25,94	0,2792	*9,68*
II.	Von 28 H. p., eingedeckelt, Bonn, wurde das Blut gesammelt. 1. März 1881.	29,6000	frisch neutral, dann alkalisch.	1,4658	4,95	0,2080	*14,19*
II.	Von den unter VI angegebenen Thieren wurde die Niere mit Inhalt präparirt. 22. Nov. 1880.	1,7835	schwach alkalisch.	0,5158	29,07	0,0260	*5,01*
V.	Die Winterdeckel von 19 H. p. aus Bonn wurden abgenommmen und gereinigt.			6,4768		6,0676	

Aschenbestimmungen.

Es wurden gefunden in 100 Theilen Asche:

	der Leber eingedeckelter Thiere nach Versuch I. Gew. der Asche: 0,2919	der Leber gut gefütterter Thiere nach Versuch VIII. Gew. der Asche: 0,4478	der Leber operirter Thiere nach Versuch X. Gewicht der Asche: 0,2883	der Leber verschiedener Thiere, gemischt. Gewicht der Asche: 0,7735	als Mittel der vier vorstehenden Analysen durch Rechnung	der Niere eingedeckelter Thiere nach Versuch VIII. Gew. der Asche: 0,0250	des Blutes eingedeckelter Thiere nach Versuch XII. Gew. der Asche: 0,0600
P_2O_5	56,56	55,05	54,35	55,33	55,32	52,80	2,33
CaO	26,24	26,04	25,06	26,37	25,93	22,33	13,33
MgO	11,79	11,12	11,48	10,85	11,31	11,25	—
SO_3	0,45	0,68	0,66	0,64	0,61	—	—
Fe_2O_3	0,38	0,52	0,59	0,43	0,48	—	—
SiO_2	Spur	Spur	Spur	Spur	Spur	—	—
Cl	0,84	0,98	0,73	0,93	0,87	—	—
CO_2	—	—	—	—	—	—	10,03
$ClNa$	—	—	—	—	—	—	70,33

In der Leberasche ist demnach enthalten:

Phosphorsaurer Kalk[1] . . .	57,83
Phosphorsaure Magnesia . .	31,39
Phosphorsaures Natron (u. Kali)	7,37
Phosphorsaures Eisenoxyd . .	0,74
Schwefelsaurer Kalk	1,04
Kieselsäure	Spuren
Chlornatrium	1,43
	99,80

1) Die phosphorsauren Salze als Pyrophosphate berechnet.

Erklärung der Figuren-Tafel.

Fig. 1. Schnitt durch ein Läppchen der Leber von Arion empiricorum; da es ein Sommerthier war (August), ist die Leber reich an Kalk; 30 Minuten lang in 1% Osmiumsäure, dann in absolutem Alkohol gehärtet. Zeiss C C. Oc. I. a Ausführungsgang, g Gefäss, ff Follikel, Ts lückenhafte Tunica serosa, Tm Tunica muscularis, Tp Tunica propria, kTp Kern in der Tunica propria, Kz Kalkzelle, fz Fermentzelle, lz Leberzelle. Bei b ragt die bindegewebige Tunica propria hoch hinauf, und es sieht fast aus, als ob sie Fortsätze zwischen die Epithelzellen schickte, was aber nur Täuschung ist.

Fig. 2. Mikroscopisches Bild des frischen Lebersecrets eines Arion empiricorum im Sommer; als Zusatzflüssigkeit diente Blut desselben Thieres. Zeiss F. Ocular I. zk Zellkern, fb Fermentbläschen, ls Lebersecretbläschen, kk Kalkkörner. Von den letzteren bestehen die grösseren, die aus zerquetschten Gefässwänden stammen, aus kohlensaurem, die kleinen, die aus den Kalkzellen der Leber kommen, aus phosphorsaurem Kalk. Der diesen Kalkkörnern eigenthümliche Glanz wurde in der Zeichnung durch Schattiren nicht wiedergegeben, um die Unterschiede zwischen ihnen und den anderen Bestandtheilen des Secrets besser hervortreten zu lassen.

Fig. 3. Querschnitt der Arteria hepatica von Arion empiricorum im Sommer. 3 Stunden Osmiumsäure, dann absoluter Alkohol. Zeiss F. Oc. I. Aussen die Serosa (Adventitia) aus hellen, grossen Leydig'schen Bindesubstanzzellen (bz) bestehend, dann eine Muscularis (Media) mit longitudinalen (m l) und circulären (mc) Muskelfasern. Ob eine Intima (i) vorhanden, muss dahin gestellt bleiben, da deutliche Kerne nicht zu sehen waren.

Fig. 4. Schnitt durch einen Follikel in Verbindung mit dem quer getroffenen Ausführungsgang von Helix nemoralis im Monat April (Beginn des Fressens). Der Kalk nimmt wieder zu. 3 Stunden Osmiumsäure, dann absoluter Alkohol. Zeiss F. Oc. I. a Ausführungsgang mit Epithelleisten, ae Wimperepithel des Ausführungsganges, sz Schleimzelle, wz Wimperzelle, fe Follikelepithel, kz Kalkzelle, lz Leberzelle, kkz Kern einer Kalkzelle in Theilung begriffen, fb Fermentbläschen, fk Fermentkugel, fz Fermentzelle, kk Körner von phosphorsaurem Kalk, ls Lebersecretbläschen.

Fig. 5. Follikel aus der Leber einer eingedeckelten Helix pomatia, sehr arm an Kalk und verhältnissmässig auch an Fermentzellen. Osmiumsäure 12 Stunden, dann absoluter Alkohol. Zeiss F. Oc. I. bz Bindesubstanzzellen, die einen feinen Spalt (bs), den letzten Ausläufer einer Gefässverzweigung bilden, kz Kalkzelle, lz Leberzelle, fz Fermentzelle, c. Pseudocuticula.

Fig. 6. Theil eines grossen Leberganges im Querschnitt von Helix pomatia, Sommerthier. Absoluter Alkohol; Kernfärbung durch Alauncarmin. Zeiss F. Oc. II. An dieser Stelle enthielt das Epithel keine Schleimzellen und an einzelnen Stellen fand sich statt Flimmerzellen (wz) einfaches Cylinderepithel. In die Zotten hinein erstrecken sich Muskelfasern (m) und einzelne glashelle Bindesubstanzzellen (bz). Die Wand des Ausführungsganges enthält Muskelfasern (m), Bindegewebszüge und elastische Fasern (ef). In dem umgebenden Bindegewebe liegen eigenthümliche Bildungen, die ich für nervöse Apparate ansprechen muss. Ich halte nämlich gz für Ganglienzellen, da sie mit den Ganglienzellen des oberen Schlundganglions z. B. vollständig übereinstimmen, und n für Querschnitte von Nerven, da sie mit Querschnitten von unzweifelhaften Nerven, die ich nach derselben Methode anfertigte, vollkommen identisch sind.

Beiträge zur Kenntniss der Anatomie der Cestoden.

Von

Dr. **H. Griesbach**,
Privatdocent an der Universität Basel.

Hierzu Tafel XXI, XXII, XXIII und 1 Holzschnitt.

Ich beabsichtige in Nachstehendem die Resultate einiger Untersuchungen über den feineren anatomischen Bau eines Cestoden mitzutheilen, dessen Aufenthaltsort der Darm der Riesenschlange ist.

Der Parasit führt den Namen Solenophorus megalocephalus. Das Untersuchungsmaterial erhielt ich durch die Güte des Herrn Prof. Dr. Bütschli in Heidelberg, dem ich hier nochmals meinen Dank dafür ausspreche.

Schon früher mit Cestodenstudien beschäftigt, kam mir die Anregung zu dieser Arbeit durch den kürzlich erschienenen Aufsatz von von Roboz[1]). In wiefern meine Untersuchungen mit denen dieses Forschers übereinstimmen, in wiefern sie von denselben abweichen, wird im Verlaufe der Arbeit sich zeigen.

Wenn es sich darum handelt die Anatomie eines Bandwurmes kennen zu lernen, so ist es nothwendig, folgende Punkte zur Untersuchung heranzuziehen: 1) Die Grundsubstanz (Körperparenchym), 2) die sogenannte Cuticula und die subcuticularen Schichten, 3) das sogenannte Wassergefässsystem, 4) die Kalkablagerungen, 5) die Muskulatur, 6) das Nervensystem, 7) die Geschlechtsorgane. Die letzteren Organe werden in dieser Arbeit nicht berücksichtigt werden.

Ich beginne mit der:

---

1) Zoltán von Roboz: Beiträge zur Kenntniss der Cestoden. Zeitschrift für wiss. Zoologie Bd. XXXVII. H. 2p. 263 bis 285.



I. Grundsubstanz.

Mit Rücksicht darauf, dass die Grundsubstanz (Körperparenchym) des Cestodenleibes überall die gleiche Beschaffenheit zeigt, kann ich, übereinstimmend mit von Roboz[1]) einer künstlichen Unterscheidung des Leibesparenchyms in Rinden- und Mittelschicht[2]) nicht das Wort reden.

Diese Eintheilung kann gar leicht auf den Gedanken führen, dass wir es in den erwähnten 2 Regionen morphologisch mit verschiedenen Dingen zu thun hätten, während ihr in Wirklichkeit höchstens ein praktischer Werth zugeschrieben werden kann. So weit ich die einschlägige Literatur übersehe, wird die Grundsubstanz des Cestodenkörpers von den meisten Forschern, welche dieselbe einer Untersuchung unterzogen haben, schlechthin als Bindegewebe (Sommer und Landois[3]) mit den Zusätzen: einfach zellig (Stieda[4]), einfach hyalin (R. Leuckart[5]), fibrillär (v. Roboz[6]) bezeichnet. Schneider[7]) lässt die Grundsubstanz aus einem diffusen körnigen Protoplasma bestehen, in welchem die Organe eingebettet liegen, eine nähere Untersuchung über die Organisation dieser Substanz scheint nach ihm an der Unvollkommenheit unserer Untersuchungsmethoden zu scheitern.

Schiefferdecker[8]) lässt das Körperparenchym aus einem „eigenthümlichen" Bindegewebe bestehen, dessen Eigenschaften sich besser an älteren als an jüngeren Gliedern studiren lassen. In den älteren Proglottiden findet man ein zierliches Intercellular-

1) von Roboz, l. c. p. 268.

2) Zuerst von Eschricht mit diesem Namen belegt: Nova Acta Acad. C. L. Vol. XIX. Supplem.

3) Sommer und Landois, Ueber den Bau der geschlechtsreifen Glieder von Bothriocephalus latus. Zeitschr. f. wissenschaftl. Zoologie Bd. XXII. H. 1. p. 44.

4) Stieda, Ein Beitrag zur Anatomie des Bothriocephalus latus. Arch. f. Anat. und Physiol. und wisseuschaftl. Medicin 1864. p. 180, wo übrigens das Wort „Bindesubstanz" gebraucht wird.

5) R. Leuckart, Parasiten. Bd. I. p. 354.

6) von Roboz, l. c. p. 209.

7) Schneider, Untersuchungen über Plathelminthen. XIV. Bericht der oberhessischen Gesellschaft für Natur- und Heilkunde. Giessen 1873. p. 76.

8) Schiefferdecker, Beiträge zur Kenntniss des feineren Baues der Tänien. Jen. Zeitschr. f. Naturw. Bd. VIII. H. 1 p. 467 sq.

netz, das aus verschieden gestalteten Bälkchen gebildet wird, die ein Netzwerk in dem ganzen Gliede bis zur Cuticula reichend bilden. In den Netzmassen „liegen oder lagen (falls sie zu Grunde gegangen sind) die Bindegewebszellen, welche die Bälkchen ausscheiden.“ Nach Salensky[1]) besteht das Körperparenchym von Amphilina aus einem Zellennetz (p. 297 und 333), auch nennt er es ein Gewebe von „durchlöchertem, spongiösen Character“ (p. 303).

Auf Grund eigener Beobachtungen muss ich denjenigen von diesen Ansichten, nach welchen die Grundsubstanz der Cestoden den Namen Bindegewebe erhält, entgegentreten. Die Grundsubstanz genannter Würmer ist nach meinen Untersuchungen an Solenophorus kein Bindegewebe, sondern ich finde vielmehr, dass dieselbe grosse Aehnlichkeit mit der Bindesubstanz der Mollusken, insbesondere der Acephalen, besitzt.

In meiner Arbeit über das Gefässsystem und die Wasseraufnahme bei den Najaden und Mytiliden[2]) habe ich mich hinsichtlich der Bindesubstanzfrage den Ansichten Kollmanns[3]) angeschlossen. Fortgesetzte Untersuchungen über diesen Gegenstand haben mich in der Beipflichtung der Kollmann'schen Ansichten nur bestärkt.

Meiner Meinung nach haben wir es in der Körpersubstanz der Cestoden, wie in der der Acephalen mit embryonaler Gewebesubstanz, welche von Kollmann als Gallertgewebe bezeichnet wird, zu thun, in welchem die einzelnen Organe, zum Theil von structurlosen Membranen, den Abkömmlingen desselben, umgeben, eingebettet liegen.

Histologisch, physikalisch und chemisch ähnelt das Körperparenchym unserer Würmer dem Gallertgewebe der Acephalen auffallend. Wenn das Gallertgewebe[4]) sowohl ontogenetisch als auch phylogenetisch der gemeinsame Boden ist, auf welchem die verschiedenen Formen der Bindesubstanzen sich aufbauen, so er-

1) Salensky, Ueber den Bau und die Entwicklungsgeschichte der Amphilina. Zeitschr. f. wissenschaftl. Zoologie. Bd. XXIV. 1874.

2) Griesbach, Ueber das Gefässsystem und die Wasseraufnahme bei den Najaden und Mylíliden. Zeitschr. f. wissenschaftl. Zool. Bd. XXXVIII, auch besonders als Habilitationsschrift gedruckt.

3) Kollmann, Die Bindesubstanz der Acephalen. Arch. f. mikrosk. Anat. Bd. XIII. Häutchenzelle und Myxom. Virchow's Arch. Bd. LXVIII. Structurlose Membranen bei Wirbelthieren und Wirbellosen. Sitzungsb. d. math.-phys. Kl. d. k. bayr. Acad. d. W. 1876. H. II.

4) Kollmann, Structurlose Membranen bei Wirbelthieren und Wirbellosen. p. 184.

scheint es nicht wunderbar, wenn es Organismen gibt, bei welchen es bis zu einer subtilen Gewebsdifferenzirung nicht kommt, sondern bei denen das primitive Gewebe zeitlebens, und zwar nicht nur auf gewisse Organe beschränkt, sondern als Grundsubstanz des Leibes persistirt[1]).

Das Körpergewebe von Solenophorus zeigt in der That eine äusserst geringe Differenzirung und repräsentirt eine embryonale Form. Da gibt es keine grosse, äusserst zahlreiche, rundliche oder ovale Zellen, wie Sommer und Landois[2]) bei Bothriocephalus beschreiben und abbilden, da gibt es keine Bindegewebsfibrillen im Sinne des Histologen, wie von Roboz[3]) angibt.

Dass Schneider's[4]) Angaben, nach welchen das Körperparenchym der Cestoden nicht aus gewöhnlichem Bindegewebe besteht, von späteren Beobachtern nicht mehr berücksichtigt und einer eingehenderen Prüfung unterzogen worden sind, muss um so mehr Wunder nehmen, als aus seiner Beschreibung hervorgeht, dass man es in dem betreffenden Falle keineswegs mit gewöhnlichen Organisationsverhältnissen zu thun hat. Schneider sagt (p. 76), der ganze Körper der Cestoden sei von Protoplasma gegebildet, welches eine feinkörnige Beschaffenheit zeige, und Kerne enthalte, die bei einigen Cestoden reichlich, bei anderen sparsam vorkämen. Er widerspricht auch Sommer's und Landois' Angaben über die Zellenstruktur des Körperparenchyms und sagt: „Was die runden Stellen (womit Sommer's und Landois' Rundzellen gemeint sind) in der Mitte des Körpers betrifft, so finden sie sich in der Halsgegend noch nicht. Weiter nach hinten sieht man in dem Protoplasma zuerst einzelne helle Räume auftreten, die sich in den reifen Gliedern stark vermehrt haben, so dass das übrige Protoplasma nur dünne Wände zwischen ihnen bildet. Von Protoplasma sind die Räume sicher nicht erfüllt, sondern von Flüssigkeit. Wären sie Zellen, so müsste man folglich die Kerne an der Wand der Zelle sitzen sehen. Dies ist mir aber nie gelungen, die Kerne

---

1) Dass Gallertgewebe selbst bei Wirbelthieren und auch beim Menschen, wenn auch in geringer Ausdehnung so doch im ganzen Körper existirt, ergibt sich aus den Untersuchungen Kollmann's, Häutchenzelle und Myxom. p. 30.

2) Sommer und Landois l. c. p. 44.

3) v. Roboz l. c. p. 269.

4) Schneider l. c. p. 76 und 77.

liegen vielmehr in der festen Substanz zwischen den Räumen. Mitunter scheint allerdings ein Kern in der Mitte der Zelle zu stehen, dann ist man aber nicht sicher, dass er in einem darunter liegenden Stücke fester Substanz sich befindet." Diese Angaben muss ich im Allgemeinen für Solenophorus bestätigen.

Vom Scolex bis zur letzten Proglottide besteht das Körperparenchym aus einer sehr fein granulirten Substanz (Fig. 1, 2, 3, 11, 15, 23, 25 ggw, die gewischten Stellen), die Protoplasma gleicht, nur dass sie eine bedeutendere Festigkeit besitzt. Wenn diejenigen Gewebeformen, welche man schlechthin als Bindegewebe bezeichnet, unter so wechselnden Gestalten auftreten, dass sich allgemeine Charaktere oft bis zur Unkenntlichkeit verwischen, so kann ich in diesem Verhalten doch keine Entschuldigung dafür erblicken, dass das Gros der modernen Histologen jedwede Bindesubstanz mit dem Namen Bindegewebe belegt. Mögen die Formen des letzteren noch so verschieden sein, immer werden sie histogenetisch doch einem mehr oder minder weit vorgeschrittenen Differenzirungsprozess, dem eine primäre Substanz, eine Muttersubstanz zu Grunde liegt, ihre Entstehung verdanken, eine Deutung, welche durch pathologische Neubildungen oder regressive Gewebsveränderungen natürlich keine Beeinträchtigung erfahren kann. Unter den beim Menschen vorkommenden Tumoren bestehen die als Myxome bezeichneten bekanntlich aus Gallertgewebe[1]), mit fortschreitender Differenzirung gesellen sich den Gewebsformen secundäre histologische, physikalische, chemische, physiologische Eigenschaften hinzu, welche der Muttersubstanz fremd waren. Unter diesen Gesichtspunkten ist jedwedes Bindegewebe nur eine weitere Entwicklungsform einer Muttersubstanz κατὲξοχην und diese ist das Gallertgewebe. Dafür spricht auch der Umstand, dass selbst im reifen Bindegewebe sich gelegentlich noch ursprünglich dem Gallertgewebe angehörige Zellformen finden. Dahin dürften wohl die „grossen, mehr rundlichen protoplasmareichen Zellen" zu rechnen

1) In die Pathologie ist das Gallertgewebe (Schleimgewebe) durch Virchow (Cellularpathologie 4. Aufl. p. 40. Krankheiten der Geschwülste. Bd. I. p. 397) eingeführt. Später hat es vielfache Anfechtungen erlitten und schliesslich wurden ihm von Köster (Sitzungsber. d. niederrhein. Gesellschaft. Bonn 17. Januar 1881), Rumler (Ueber Myxom und Schleimgewebe. Inaug.-Dissert. Bonn 1881) und Clementz (Ueber das Schleimgewebe in Parotisgeschwülsten. Inaug.-Dissert. Bonn 1882) die Berechtigung bestritten.

sein, welche durch Waldeyer[1]) beschrieben worden sind. Gewisse Zellgruppen des Hodens und vielleicht auch die sogenannten Parenchymzellen der Nebenniere gehören dazu.

Was von Michalcovics als Endothelzellen beschreibt und abbildet[2]) dürfte als Rest des Gallertgewebes aufzufassen sein.

Dieses Gallertgewebe kann bei Wirbellosen entweder eine völlig structurlose Masse sein, oder es treten verschiedene Zellformen in ihm auf. Die wesentlichsten Punkte, in welchen es sich von Bindegewebe unterscheidet, sind: Es besitzt einen relativ höheren Grad von Derbheit, es besitzt ein grösseres, oft von Interferenzerscheinungen begleitetes Lichtbrechungsvermögen, es ist resistent gegen Säuren und liefert keinen Leim. Durch die klassischen Untersuchungen Kollmann's ist das Wesen und die Bedeutung des Gallertgewebes neuerdings ins rechte Licht gesetzt worden und es wird in der sogenannten Bindegewebsfrage jetzt seine Rolle spielen. Früher schon ist von Virchow[3]) und Schultze[4]) nachgewiesen, dass die Körpermasse der Acalephen zum grossen Theil daraus besteht. Gewiss ist es namentlich bei Wirbellosen viel mehr verbreitet als man bisher geglaubt und weitere Untersuchungen werden dies festzustellen haben. Im Körper der Cestoden ist es die einzigste Bindesubstanz und zwar finde ich darin die zelligen Elemente, wie sie von Kollmann und mir im Acephalenleibe beschrieben worden sind, nur zum Theil wieder. Dagegen gibt es wie bei den Acephalen Gewebslücken in Form von oftmals mit einander anastomosirenden Lakunen (Fig. 1, 2, 3, 4 l), welche einer selbstständigen Wandung ermangeln, in deren Umgebung aber das structurlose Gewebe eine Grenzschicht bildet, die, wenn auch nur in geringem Grade resistenter als die übrige Gallertmasse, namentlich bei Behandlung mit Ueberosmiumsäure deutlich hervortritt (Fig. 3stml u. 5).

Schon Schneider hat, wie erwähnt, diese „hellen Räume" gesehen und die Angaben Sommer's und Landois', dass dieselben Zellen seien, zurückgewiesen. Wer näher das Gallertgewebe der

1) Waldeyer, Ueber Bindegewebszellen. Arch. f. mikroscop. Anat. XI. p. 189.

2) v. Michalcovics, Beiträge zur Anatomie und Histologie des Hodens in Arbeiten aus der physiol. Anstalt zu Leipzig, mitgetheilt von C. Ludwig 1874. Taf. III. Fig. 8.

3) Virchow, in seinem Archiv Bd. VII. p. 558.

4) Schultze, Müller's Archiv 1856 p. 311.

Mollusken untersucht hat[1]), der wird an die Zellennatur dieser Gebilde bei Cestoden auf den ersten Blick nicht glauben. Typische Kerne finden sich nicht darin, sondern dieselben liegen in den Gallertbalken. Auf dem Schnitt ereignet es sich oft, dass man durch die Lakune das tiefer liegende Gewebe durchscheinen sieht, wobei dann ein Bild entstehen kann, nach welchem es scheint, als enthalte der blasige Hohlraum einen als wesentlichen Bestandtheil zu ihm gehörenden Kern, de facto aber befindet sich dieser tiefer in der Gallertsubstanz, oder er ist, wie wir es später sehen werden, ganz anderer Herkunft, Diese eben genannten Kerne sind überall in dem Gewebe verbreitet, wenn auch in der sogenannten Mittelschicht nicht ganz so zahlreich als in der Rindenschicht. Hämatoxylin, Jodgrün und andere brauchbare Kerntinctionsmittel färben dieselben intensiv (Fig. 1 k); die Grundsubstanz selbst nimmt Farbstoffe nur schwierig an, die einzigsten, mit denen ich eine, wenngleich schwache, oft diffuse Färbung erhielt, waren Azofarbstoffe[2]) und Rose bengale[3]).

Die Kerne der Mittelschicht liegen bald — wenigstens finde ich mit aller Mühe kein Protoplasma — isolirt[4]) (Fig. 1k), bald häuft sich eine geringe feinkörnige Protoplasmamasse darum (Fig. $1k_1$), der eine Zellmembran positiv fehlt. Die Plasmamasse ist wegen ihrer ausserordentlichen Feinheit überhaupt oft schwer wahrnehmbar. Ueberosmiumsäure lässt sie etwas deutlicher hervortreten, während eine Zellcontour damit auch nicht darzustellen ist. Diese plasmatischen Zellen sind meist kugelig und zeigen keine Ausläufer. Ausser ihnen finden sich noch glashelle, geschlängelte, wie Spirillen aussehende Fädchen (Fig. 3g fb, Fig. 6b) in der Bindesubstanz eingesprengt, sie liegen isolirt, sind von stark lichtbrechen-

1) Auch die von Kollmann und mir als Lakunen beschriebenen Gewebslücken der Acephalen werden von Flemming (Ueber Bindesubstanzen und Gefässwandung bei Mollusken. Habilitationsschrift. Rostock 1871 und Ueber Bindesubstanz und Gefässwandung im Schwellgewebe der Muscheln. Arch. f. mikr. Anat. Bd. XIII) für Zellen gehalten.

2) Griesbach, Die Azofarbstoffe als Tinktionsmittel für menschliche und thierische Gewebe. Diese Zeitschr. Bd. XXII. H. 1.

3) Griesbach, Beiträge zur Verwendung von Anilinfarbstoffen in der mikroskopischen Technik. Zoolog. Anzeiger Nr. 135 (1883).

4) Ueber „nackte Kerne“ vergl. übrigens Stricker, Beobachtungen über die Entstehung des Zellkernes. Sitzungsber. d. Wien. Acad. math.-nat. Cl. Bd. 76. H. 77. 7. Juni.

der Kraft, nur mit scharfen Systemen wahrzunehmen und schon von Kollmann als Gallertfibrillen bei Mollusken beschrieben.

Spindelzellen mit zwei oder mehreren Ausläufern, wie sie im Gallertgewebe der Mollusken vorkommen, finden sich ebenfalls (Fig. 3sp z. Fig 6a). Ihr Plasmaleib ohne Fortsätze misst an Alkoholpräparaten, wenn man im Allgemeinen die Grösse angeben will, 0,0144 mm und der Kern 0,02 mm. Die grossen Rundzellen fehlen — nur auf der Grenze der Wassergefässhauptstränge finden sich eigenthümliche Zellen als Bestandtheil des Gallertgewebes, doch von ihnen später. Pigment, welches im Gallertgewebe der Mollusken vielfach vorkommt, konnte ich bei Cestoden ebenfalls wahrnehmen; namentlich ist dieses bei Solenophorus im Scolex und in den Proglottiden dicht unter der Cuticula verbreitet. Was die Gewebslakunen anbelangt, so kann man eine bestimmte Grössenangabe nicht machen. Im Allgemeinen sind dieselben im Scolex und in den Anfangsgliedern der Strobila kleiner als in den geschlechtsreifen Proglottiden. Man findet gelegentlich in ihnen als auch überall im Gallertgewebe, in der Rindenschicht an Zahl zunehmend, Kalkconcremente verbreitet, doch werde ich Näheres über diese sowie über die Lakunen selbst erst bei dem Wassergefässsystem beibringen.

Wenn nun die Bindesubstanz der Cestoden Gallertgewebe ist, dann wird sich dieses auch auf der Grenzschichte der Organe wiederfinden und dieselben mit einem durch Verdichtung des Gallertgewebes entstandenen structurlosen Häutchen umgeben. Die Entstehung solcher structurloser Membranen aus dem Gallertgewebe, welches „structurlos ist per se", wurde durch Kollmann's Untersuchungen bei Acephalen über allen Zweifel gestellt.

An diesem Punkte angelangt kann ich die Frage nach der Stellung der Zellen zur Intercellularsubstanz nicht unberücksichtigt lassen. Bekanntlich stehen sich in der sogenannten Bindegewebsfrage zwei Parteien schroff gegenüber. Die einen, namentlich Schwann[1]), Valentin[2]), Max Schultze[3]), Babuchin[4]), Kutz-

---

1) Schwann, Mikroskopische Untersuchungen über die Uebereinstimmung in der Structur der Thiere und der Pflanzen. 1839. p. 135.

2) Valentin, Artikel: Gewebe in R. Wagner's Handwörterbuch der Physiologie. 1842. Vol. 1 p. 670.

3) M. Schultze, in Reichert's u. du Bois-Reymond's Arch. 1861. p. 13.

4) Babuchin, in Stricker's Handbuch der Gewebelehre. p. 67 A. 1.

netzoff[1]), Obersteiner[2]), Boll[3]), O. Hertwig[4]) und neuerdings manche andere Forscher schreiben jeglichen formativen Prozess in der Bindesubstanz den Zellen zu; die anderen, Henle[5]), Virchow[6]), Reichert[7]), Donders[8]), Müller[9]), Kölliker[10]), Leydig[11]), Frey[12]), Rollet[13]), Babl Rückhard[14]) verlegen die Bildungen von elastischen Fasern in die Intercellularsubstanz.

In neuster Zeit lässt Kollmann[15]) die Intercellularsubstanz noch weiter thätig eingreifen; sie ist nicht todte Masse, sondern ist chemischer und physikalischer Umwandlungsprocesse fähig und spielt bei der Histogenese eine wichtige Rolle[16]). Eine wesentliche

---

1) Kutznetzoff, Wiener Sitzungsberichte Bd. 56. Abth. 2. p. 162.

2) Obersteiner, daselbst S. 251.

3) Boll, Untersuchungen über den Bau und die Entwicklung der Gewebe. Berlin 1871. p. 28ff. und Arch. f. mikr. Anat. Bd. VIII. 1872. p. 61.

4) O. Hertwig, Ueber die Entwicklung und den Bau des elastischen Gewebes im Netzknorpel. Arch. f. mikr. Anat. Bd. IX. 1873. p. 80 u. Taf. VII.

5) Henle, Handbuch der system. Anat. des Menschen. Eingeweidelehre. Braunschweig 1866. p. 617 Anm.

6) Virchow, Ueber die Identität von Knochen-Knorpel und Bindegewebskörperchen, sowie über die Schleimgewebe. Würzb. medic. Verhandl. 1852. II. p. 150 u. in: Weitere Beiträge zur Structur der Gewebe der Bindesubstanz. I. Bd. p. 314.

7) Reichert, Bemerkungen zur vergleichenden Naturforschung und vergleichende Beobachtungen über Bindegewebe und die verwandten Gebilde. Dorpat 1845. — id. Zur Streitfrage über die Gebilde der Bindesubstanz, über die Spiralfaser und über den Primordialschädel in Müller's Arch. 1852. p. 511.

8) Donders, Form, Mischung und Function der elementaren Gewebstheile etc. Zeitschr. f. wissensch. Zoologie. 1851. Bd. III. p. 354.

9) H. Müller, Würzb. Verhandl. Vol. X. p. 132.

10) Kölliker, Neue Untersuchungen über die Entwicklung des Bindegewebes. Würzburg 1861.

11) Leydig, Histologie des Menschen. Frankfurt a. M. 1857. p. 24 u. 27

12) Frey, Handbuch der Histologie und Histochemie. Leipzig, Engelmann 1874. p. 243 und 244.

13) A. Rollett, Von den Bindesubstanzen in Stricker's Handbuch p. 63 u. ff.

14) Rabl Rückhard, Müller's Archiv 1863. p. 41.

15) Kollmann, Häutchenzelle u. Myxom. Virchow's Arch. Bd. LXVIII. — id. Structurlose Membranen bei Wirbelthieren und Wirbellosen. Sitzungsberichte d. mathem.-physikal. Ges. d. k. bayr. Acad. d. Wissensch 1876. H. 2. — id. die Bindesubstanz der Acephalen.

16) Flemming (Zellsubstanz, Kern u. Zelltheilung mit 24 Textbildern

Stütze findet diese Ansicht in der Entdeckung der „Häutchen"[1]). Auch der gute Klang des Namen Ranvier[2]) muss bei dieser Ansicht berücksichtigt werden. Während Kollmann's Beobachtungen sich namentlich auf Wirbellose beziehen, gehören Ranvier's Untersuchungen den Wirbelthiergeweben an. In künstlichen Oedemen aus der Haut eines Rindsembryo von 15 bis 20 ctm. sieht Ranvier die Fasern unabhängig von den Protoplasmafortsätzen der Zellen entstehen, ähnliche Beobachtungen lassen sich am Rippenknorpel des Menschen, an der Achillessehne eines neugeborenen Kaninchens und an vielen anderen Objecten machen. Auch für elastische Fasern hat Ranvier den gleichen Ursprung nachgewiesen.

Die Kollmann'schen Ansichten sind, so viel mir aus einer mündlichen Mittheilung desselben bekannt, ganz unabhängig von Ranvier und ausserdem wohl früher entstanden.

Auch Ray-Lankaster[3]) hat mit seinen „ectoplastic and entoplastic tissues" ähnliche Beobachtungen gemacht, doch scheint er mir mit dem „grossblasigen Bindegewebe" bei Mollusken (p. 309 Zeile 2 bis 4) in grossem Irrthum. Wie schon für die Acephalen, so muss ich mich auch jetzt für die Cestoden den zuletzt erörterten Anschauungen, dass die Intercellularsubstanz, welche sich in reichlicher Menge im ganzen Cestodenleibe findet[4]), physiologisch thätig eingreift, anschliessen. Ich lege auf diesen Punkt Gewicht. Hier bildet das Gallertgewebe, ohne „Auswachsen von Zellfortsätzen" überhaupt ohne Hülfe des Zellprotoplasmas Gallertfibrillen, structurlose Membranen, elastische Fasern, ja und als Gemisch der beiden letzteren — eine ganze Cuticula.

Allerdings wenn ein so eifriger Verfechter der Max Schultze-

und 8 Tafeln. Leipzig, Vogel 1882) der eigentlich diese Anschauungen nicht theilt, findet neuerdings (p. 83 Anm.) doch ein, dass „eine blosse Abweisung dieser Ansicht nicht gestattet ist."

1) Vergl. die Literatur bei Kollmann l. l. c. c.

2) Ranvier, Technisches Lehrbuch der Histologie (übersetzt von Nicati und Wyss). Leipzig, Vogel 1877. p. 378—379.

3) Ray-Lankaster, On the connective and vasifactive tissues of the medicinal Leech in Quarterly Journal of microscopical science Vol. XX, new series. 1880.

4) Für die älteren Proglottiden behauptet Moniez, Mémoires sur les Cestodes (Travaux de l'institut zoologique de Lille. Paris 1881): „il n'y a pas trace de substance intercellulaire."

schen Bindegewebstheorie wie Boll[1]), alles, was inter cellulas liegt, für „Zellenleib" erklärt, dann hört der Begriff Intercellularsubstanz und somit auch jedwede Function, welche derselben zufiele, gänzlich auf, die Unhaltbarkeit einer solchen Deutung, wie sie schon Rolett[2]) dargethan, glaube ich, braucht heute nicht mehr betont zu werden. Neuerdings spricht Brock[3]) in einer vorläufigen Mittheilung die Meinung aus, dass Fibrillen in der fibrillären Bindesubstanz bei Mollusken (speziell Aplysia) aus Zellen hervorgehen. Nach meinen Untersuchungen muss ich diesen Aussagen entschiedenen Widerspruch entgegensetzen. Uebrigens scheint Brock die neueren Arbeiten über Bindesubstanz bei Mollusken namentlich die Kollmann's, nicht zu kennen, der ganze Streit zwischen Kollmann und Flemming scheint ihm entgangen, wenigstens werden deren Arbeiten mit keinem Worte Erwähnung gethan, ja nach ihm soll alles, was wir über homogene Bindesubstanz bei Mollusken wissen, sich auf einige kurze Notizen von Leydig und Semper beschränken.

Von den Gebilden, welche als Abkömmlinge des Gallertgewebes in dem Cestodenleibe vorkommen, beschäftigen uns vor allen die Körperwand, die sogenannte

II. Cuticula, und die subcuticularen Schichten,

deren Bau und Bildung lange Zeit Gegenstand eifriger Controversen gewesen sind. Bei Solenophorus ist sie nach meinen Untersuchungen eine nicht überall gleich starke, an den Bothridien am wenigsten mächtig entwickelte, helle, zwischen 0,013 mm und 0,005 mm Dicke schwankende Membran (Fig. 1, 2, 4, 7, 8, 9m). J. P. van Beneden[4]) sagt: „La peau se sépare facilement en derme ou chorion et en épiderme. Ce dernier consiste toujours dans une pellicule mince, transparente, généralement lisse, sans soies ni cils. Il a partout à peu près la même épaisseur. Le chorion que l'on peut souvent séparer avec facilité, est assez épais et

1) Boll, Untersuchungen über den Bau und die Entwicklung der Gewebe. Arch. f. mikr. Anat. Bd. VIII. p. 61.

2) Rolett, Ueber die Entwicklung des fibrillären Bindegewebes. Untersuchungen aus dem Institute für Physiologie und Histologie in Graz. 3. H. p. 257—265.

3) Brock, Ueber homogene und fibrilläre Bindesubstanz bei Mollusken. Zool. Anzeiger Nr. 124.

4) J. P. van Beneden, Sur les vers cestoides. Mémoires de l'académie royale etc. T. XXV. Bruxelles 1880. p. 31.

montre des fibres entre-croisées, comme feutrées." Die Epidermis und das Chorion van Beneden's werden wohl die beiden Schichten sein, welche Steudener[1]) beschreibt, und die auch ich bei Solenophorus finde (Fig. 1, 2, 7m u. m_1).

Die untere Schicht besteht aus, in dem Breitendurchmesser des Gliedes verlaufenden, parallelen, unverästelten Fasern. Sie scheinen Sommer's und Landois'[2]) elastische Fasern zu sein, Schiefferdecker[3]) nennt sie Fibrillen. Steudener spricht sich über ihre Natur nicht aus, Kahane[4]) nennt sie einfach Cuticularfasern, von Roboz[5]) giebt ihnen den Namen Bindegewebsfibrillen und R. Leuckart[6]) hält sie neuerdings für Muskelfasern, welche mit den darunter liegenden Längsmuskeln den Hautmuskelschlauch der Cestoden bilden. Nach meinen Beobachtungen werden die Fasern mit Alkalien behandelt noch deutlicher, verhalten sich resistent gegen Säuren und sind, wie der übrige Theil der Cuticula, Bildungen des Gallertgewebes. Ich nenne sie mit Sommer und Landois elastische Fasern, womit treffend ihre physikalische Beschaffenheit gekennzeichnet wird. Sehr schön sieht man dieselben auf Flächenschnitten (Fig. 10ef), wo sie sich mit den subcuticularen Längsmuskelfasern (Fig. 10slm) kreuzen.

Nach aussen zu von dieser Faserschicht findet man die zweite Schicht der Cuticula, welche von ganz structurloser und homogener Beschaffenheit ist.

Zograf[7]) und Kahane[8]) unterscheiden in der Cuticula drei, Schiefferdecker[9]) sogar vier Schichten. Von seiner sogenannten „feinpunctirten" Schicht und „Deckschicht" habe ich nichts finden können. Von den letzteren glaubt Schiefferdecker schliesslich selbst,

---

1) Steudener, Untersuchungen über den feineren Bau der Cestoden. Abh. d. naturf. Gesellschaft zu Halle. Bd. XIII. 1877. p. 283.

2) Sommer u. Landois l. c. p. 42.

3) Schiefferdecker l. c. p. 462 u. 463.

4) Kahane, Anatomie von Taenia perfoliata, als Beitrag zur Kenntniss der Cestoden. Zeitschr. f. wissensch. Zoologie Bd. XXXIV. p. 194.

5) v. Roboz l. c. p. 265.

6) Leuckart l. c. p. 368.

7) Der russische Titel kann hier nicht abgedruckt werden, vergl. daher die Literatnr bei Kahane.

8) Kahane l. c. p. 194.

9) Schiefferdecker l. c. p. 462.

dass sie nur die äusserste durch fremde Einflüsse veränderte Lage der darunter liegenden Schicht sei. Von solchen Veränderungen werde ich gleich reden.

Wie alle genannten Beobachter, so finde auch ich bei Solenophorus die sogenannte Cuticula senkrecht zur Längsachse des Körpers von feinen Porenkanälen durchsetzt (Fig 7pk). Doch haben mir die feinsten mit dem Mikrotom angefertigten Querschnitte allein nicht die Ueberzeugung, dass die feine Strichelung wirklich Porenkanäle repräsentirt, abgewinnen können. Die dorso-ventralen Muskeln heften sich nämlich, wie auch schon Schiefferdecker[1]) genauer beschreibt, mit einer Art von Sehne an die Cuticula. Beim Schneiden ereignet es sich gar häufig, dass das Messer die Muskeln an ihren Anheftungspunkten zerfasert, und man erhält auf dem Querschnitt, namentlich wenn derselbe ein wenig schräg ausfiel, dann das täuschende Bild, als verliefe eine feine Strichelung mehr oder weniger senkrecht zu der elastischen Faserschicht in der Cuticula (Fig. 1zm).

Erst wenn man durch diese Verhältnisse mehrfach getäuscht und dadurch mit ihnen bekannt geworden ist, gelingt es leichter, auch die wirklichen Porenkanäle auf dem Querschnitte der Cuticula zu Gesichte zu bekommen. Mit Bestimmtheit aber überzeugt man sich sofort von der Anwesenheit derselben, wenn man einen möglichst dünnen Flächenschnitt anfertigt. Die Porenkanäle erscheinen alsdann als feine ovale oder runde Löchelchen (Fig. 10pk), die bald hell, bald dunkel erscheinen, je nach der verschiedenen Einstellung und der Dicke des Schnittes. von Roboz[2]) konnte die Angaben von Sommer und Landois, von Schiefferdecker und Steudener betreffend den Durchtritt von protoplasmatischen Ausläufern subcuticularer Zellen für Solenophorus nicht bestätigen.

Ich habe diesen Punkt mit ganz besonderer Sorgfalt verfolgt, die vortheilhaftesten Behandlungsweisen der Schnitte verwendet, aber mein Suchen nach den „protoplasmatischen Fortsätzen“ war vergeblich. Man sieht solche Gebilde bei Solenophorus nicht in den Porenkanälen, geschweige denn sich über die Cuticula erheben.

J. P. van Beneden erwähnt in seiner angeführten Arbeit[3])

---

1) Schiefferdecker l. c. p. 463.
2) v. Roboz l. c. p. 264 u. 265.
3) van Beneden l. c. p. 31.

Pigmentflecke in der Haut. Er sagt: „Elle (la peau) est blanche dans tous ces vers, à l'exception de la partie inférieure du cou de quelques Tetrarhynques; en effet, cette partie du corps est rouge et quelquefois noire dans certaines espèces, comme par exemple, celle qui est connue sous le nom de Longicollis. Il y a des plaques de pigment rouge dans certains Scolex dont nous parlerons tout à l'heure. Quelques Proglottis qui deviennent noirs ou verdâtres, doivent cette couleur à leurs oeufs."

Auch bei Solenophorus besitzen die älteren Proglottiden eine grau-schwärzliche Farbe; dieselbe rührt wohl her von den grauschwarzen Pigmentmassen, welche sich hart unter der Cuticula in dem Gallertgewebe befinden (Fig. 7 p g).

Auch die eigenthümliche Umwandlung der Cuticula, die Zerklüftung und Abspaltung, welche schon von Roboz[1]) beschreibt, muss ich bestätigen (Fig. 4), und es scheint mir der Ausdruck „Häutung", den R. Leuckart[2]) dafür giebt, sehr passend. Abgesehen von den abgestossenen Schüppchen und Fetzen (Fig. 4, 7, 10 f.), welche die Cuticula-Oberfläche ganz uneben machen, ist dieselbe noch mit allerhand papillenartigen Gebilden, Borsten und Haaren, besetzt (Fig. 7 ca), die namentlich in der Umgegend des Porus genitalis eine gewisse Mächtigkeit erlangen (Fig. 7 und Fig. 8 ca). Andere Cuticulagebilde, wie Haken etc. am Scolex fehlen bei Solenophorus. Im Allgemeinen nimmt die Cuticula, wie das Gallertgewebe, von dem sie ausgeschieden wird, nur schwierig Farbstoffe an; Azoverbindungen und Rose bengale aber färben auch sie. Behandelt man dünne Schnitte mit Jodgrün, so tritt die interessante Erscheinung ein, dass sich die Cuticula stellenweise oder ganz violett färbt. Es ist dies nicht anders erklärlich, als dass sie Kalksalze enthält, welche, wie ich schon früher[3]) besprochen, das Jodgrün zersetzen.

Schon Moniez[4]) sagt: „ . . . la cuticule présente en même temps de cellules fusiformes entières et des fibres, des corpuscules

1) v. Roboz l. c. p. 264.

2) R. Leuckart l. c. 1881. Bd. I p. 362.

3) Griesbach, Ueber das Gefässsystem und die Wasseraufnahme bei den Najaden u. Myliliden. Biol. Centralbl. Bd. II. Nr. 10. — id. Zeitschr. f. wissensch. Zoologie Bd. XXXVIII. — id. Jodgrün als Tinctionsmittel etc. Zool. Anzeiger Nr. 117.

4) Moniez l. c. p. 130.

calcaires en un mot, tous les éléments des couches sous jacentes.“ Und in der That, auf feinen Flächenschnitten sieht man, wie Fig. 10 zeigt, oft Kalkkörperchen, die aus den Lakunen und dem Gallertgewebe dicht unter der Cuticula stammen, und von denen auch wohl Bruchstücke in den Porenkanälen stecken mögen. — Noch mehr als über die Cuticula ist, namentlich seit der Arbeit von Rindfleisch[1]), über die sogenannten subcuticularen Zellenlager gestritten, denen R. Leuckart[2]) unter dem Namen „körnerreiche Parenchymschicht“ epithelialen Charakter zuschrieb. Nach Rindfleisch ist die Cuticularschicht bindegewebiger, nicht epithelialer Natur.

Sommer und Landois[3]) nennen diese Schicht eine weiche, dunkelkörnige Substanzlage, betrachten sie als Matrix der Cuticula, und lassen sie aus senkrecht zur Cuticula stehenden spindelförmigen Zellkörperchen bestehen, welche, ohne eine Membran zu besitzen, mit ihrem Protoplasma leicht in einander verschwimmen. Diesen Ansichten schliesst sich Schiefferdecker[4]) im Allgemeinen an. Schneider tritt in die Fusstapfen von Rindfleisch und ist nicht der Ansicht, dass in der Subcuticularschicht ein Epithel zu suchen sei. Steudener[5]) lässt die Frage nach der Natur der subcuticularen Zellen, die er im Allgemeinen so beschreibt wie seine Vorgänger, offen, da nach ihm darüber nur die Entwicklungsgeschichte Aufschluss geben könne, und Kahane[6]) glaubt doch auch, in ihnen eine Epithelschicht sehen zu dürfen, deren Derivat die Cuticula ist.

Der letzte, welcher über die subcuticulare Zellschicht Bericht erstattet, ist von Roboz[7]). Derselbe beschreibt sie bei Solenophorus, wenn ich meine gleich genauer zu besprechenden Untersuchungen zum Vergleiche herbeiziehen darf, noch am richtigsten von allen genannten Forschern. Nach ihm erscheinen die Zellen in den verschiedensten und bizarrsten Gestalten mit allerhand Aus-

1) Rindfleisch, Archiv f. mikr. Anat. Bd. I: Zur Histologie der Cestoden. 1865.

2) R. Leuckart l. c. Bd. I. p. 166.

3) Sommer u. Landois l. c. p. 44.

4) Schiefferdecker l. c. p. 462.

5) Steudener l. c. p. 285.

6) Kahane l. c. p 195.

7) v. Roboz l. c. p. 266 sq.

läufern, von denen aber keine, wie die meisten anderen Beobachter behaupten, in die Porenkanäle der Cuticula eintreten. Er findet überall die Bindegewebsnatur dieser Zellen unverkennbar ausgeprägt, glaubt nicht an die Existenz eines Epithels, findet auch den Namen Cuticula eigentlich unpassend, den Namen „Grenzmembran des den ganzen Körper ausfüllenden Bindegewebes" für sachgemässer.

Dass die sogenannte Cuticula, besser Grenzmembran, Körperwand, nicht von einem Epithel gebildet wird, sondern eine dem Gallertgewebe entstammende structurlose Membran ist, habe ich bereits dargethan; dass von einem Bindegewebe im Sinne des Histologen im Körper der Cestoden keine Rede sein kann, ist ebenfalls zur Genüge erwiesen. Was bleibt jetzt noch für die seltsamen Gebilde, welche man unter dem Namen subcuticulare Zellenlager zusammenfasst, übrig?

Ich werde zunächst den thatsächlichen Befund meiner Beobachtungen mittheilen. Bringt man einen sehr feinen Querschnitt durch eine Proglottide auf wenige Secunden in eine Jodgrünlösung, so findet man nach Fertigstellung des Präparates sämmtliche zum Geschlechtsapparate gehörigen Organe, sowie jene Gebilde, welche man subcuticulare Zellen nennt, intensiv und scharf grün gefärbt, ferner treten noch eine Anzahl kleiner grüner Inselchen aus dem ungefärbten Gallertgewebe der sogenannten Mittelschicht hervor. Betrachtet man letztere mit scharfen Systemen, so findet man, wie schon oben besprochen, einen deutlichen Kern von einer spärlichen, fein gekörnten Plasmamasse umgeben (Fig. 1 k). Untersucht man die subcuticulare Schicht genauer, so zeigt dieselbe ein eigenthümliches Aussehen. Bestimmte Form repräsentirende Zellen, wie zum Beispiel pallisaden- oder spindelförmige Zellkörper, sind nirgends zu sehen. Dagegen breitet sich eine gänzlich unbestimmbare, bizarre Gestalt besitzende Protoplasmamasse oder vielleicht besser gesagt Zellzubstanz [1]) auf den zwischen den Lakunen liegenden Gallertbalken nach allen Richtungen hin aus (Fig. 1, 2pm).

Weit davon entfernt sich dem engen Rahmen einer histolo-

1) Bekanntlich wird unter dem Namen Protoplasma alles Mögliche zusammengewürfelt, was man anderweitig nicht hinzuthun weiss. Ueber das Wort Protoplasma und die Terminologie für die Zellstructuren findet man viel Interessantes in Flemming, Zellsubstanz, Kern und Zelltheilung. Mit 24 Textbildern und 8 Tafeln. Leipzig. F. C. W. Vogel 1882. p. 77—85.



gischen Zelleintheilung anzupassen besitzt die ganze Masse eine gewisse Aehnlichkeit mit einem Plasmodium. Die Substanz brauchte sich nur zu bewegen und wir hätten im Kleinen ein täuschendes Bild eines jener wunderbaren Gebilde, welche meist im Innern faulender Pflanzen ihr Dasein fristen und eine netzförmig verzweigte, oder mit dünnen vereinzelten Strängen versehene weichflüssige zahlreiche Körner enthaltende, schleimähnliche Masse aufweisen.

Ich belege diese in der sogenannten Rindenschicht sich ausbreitenden Massen, da ich keinen passenderen Ausdruck finde, mit dem Namen: Protoplasmamantel, wodurch zugleich ausgedrückt werden soll, dass diese Massen mit ihren Verzweigungen die Lakunen mehr oder weniger umhüllen. · Dieser Protoplasmamantel erstreckt sich mit seinen Ausläufern von der Cuticula bis an die, in der sogenannten Rindenschicht gelegenen, Dotterstöcke. Bei genauer Untersuchung aber scheint es, als existire zwischen diesen subcuticularen Massen und den erwähnten Protoplasmainselchen der sogenannten Mittelschicht ein gewisser Zusammenhang. Die in der letzteren nur spärlich und kleiner vorhandenen Kerne werden ganz allmählich nach der Cuticula zu häufiger und grösser, der den Kern umgebende Protoplasmahaufen wird ebenfalls ganz allmählich ansehnlicher.

Dicht unter der Cuticula lässt sich der Protoplasmamantel am besten studiren. Immersionssysteme (Hartnack, homogene Immersion Nr. 2 (z = $^1/_{20}$ Zoll, Vergrösserung 1010) ausgezogener Tubus Ocular 3 Gasbeleuchtung, Abbé'scher Condensor) ergeben, dass seine Structur eine feinkörnige ist. In der körnigen Masse sind grössere und kleinere, mit deutlichen Kernkörperchen versehene, mit Jodgrün oder Hämatoxylin distinct hervortretende Kerne eingebettet (Fig. 1. 2. pmk). Auch Kalkkörperchen finden sich darin (Fig. 2 kk). Jodgrün und Osmiumsäure heben die plasmatische Masse von der gallertigen Grundsubstanz deutlich ab und namentlich die Kerne werden durch die Osmiumsäure scharf contourirt und prall ausgerundet. Es braucht kaum erwähnt zu werden, dass von einer Zellmembran hier nirgends geredet werden kann. Gegen Reagentien: Alkalien, Essigsäure, Mineralsäuren verhält sich der Protoplasmamantel im Allgemeinen wie das Gallertgewebe, doch scheint er weniger resistent. Ausläufer dieser Plasmamassen sind, wie schon erwähnt, in den Porenkanälen von mir nicht gefunden

worden. Steudener[1]) lässt zwischen seinen pallisadenartig gestellten Subcuticularzellen in unregelmässigen Zwischenräumen „bläschenartige oder becherförmige Gebilde" sowohl auf Quer- als auch auf Flächenschnitten auftreten. Er versichert, dass dies keine Kunstproducte sind. Nein, aber es sind die Lakunen im Gallertgewebe, welche auch mir bei ungefähr 400facher Vergrösserung grade so erschienen, wie Steudener abbildet. Der Irrthum Steudener's, diese Hohlräume für besondere Schleimabsonderungs-Organe gehalten zu haben, ist wohl hauptsächlich den nicht ausreichenden Vergrösserungen zuzuschreiben, mit welchen er an diesem Kapitel gearbeitet hat.

Wenn ich jetzt an die sehr kitzligen Fragen: Welche Bewandtniss hat es mit diesem Protoplasmamantel? Zu welchen Functionen könnte er in Beziehung stehen? herantrete, so verhehle ich mir keinen Augenblick, dass darüber etwas Positives auszusagen einstweilen unmöglich ist. Meine Untersuchungen über diese Fragen werde ich fortsetzen und mir vorbehalten, darüber später Näheres zu berichten. Es ist meines Erachtens nicht möglich, befriedigende Aufschlüsse über derartige Untersuchungen an todten und lange conservirten Thieren zu erlangen. Da man Solenophorus nur schwierig in dem erforderlichen Zustande erhalten kann, so muss anderes Material benutzt werden.

Wenn wir annehmen wollten, dass die subcuticularen Plasmamassen zur Ernährung in näherer Beziehung stehen, so ist folgender Weg der Ernährung möglich.

Nach den erwähnten Angaben vieler Autoren treten plasmatische Fortsätze der „subcuticularen Zellen" durch die Porenkanäle.

Wenn von Roboz und ich ein solches Verhalten auch absolut nicht haben constatiren können, so liegt dies vielleicht daran, dass das Material durch zu lange Conservirung für diese Untersuchungen gänzlich unbrauchbar geworden war; die Möglichkeit eines solchen Verhaltens ist also nicht ausgeschlossen. Von Thanhoffer[2]) will gesehen haben, dass vorgestreckte Protoplasmafädchen der Epithelzellen der Dünndarmzotten Nahrungstheilchen aufnehmen; es ist also auch denkbar, dass durch die Cuticula tretende Plasmafort-

1) Steudener l. c. p. 285. Tfl. XXVIII Fig. 1 u. 3 bz. u. Fig. 2 bz.

2) v. Thanhoffer, Beiträge zur Fettresorption und histologischen Structur der Dünndarmzotten in Pflüger's Archiv Bd. VIII.

sätze bei den Cestoden in ähnlicher Weise fungiren, und dass dann die flüssigen Nahrungsstoffe durch das ganze Körperparenchym und dessen Lücken transsudiren.

Nach den schönen Untersuchungen Schiefferdecker's[1]) aber dringen bei Taenien die ernährenden Substanzen durch die Porenkanäle an den plasmatischen Fortsätzen vorbei, und seine weiteren Resultate ergeben, „dass sie sich dann in immer wachsender Grösse an allen freien Plätzen ansammeln und so die Matrixzellen mantelartig umgeben", „dass sie dann weiterhin durch den ganzen Körper des Bandwurms überall, wo Platz ist, sich ausbreiten und so, ebenso wie die Matrixzellen, alle übrigen Gebilde, Bindegewebszellen, Muskelfasern und Nerven direct umhüllen. Alle diese Gewebselemente werden also ihr Ernährungsmaterial direct beziehen können, ohne ein Blut- und Lymphgefässsystem nöthig zu haben". Der negative Befund, den die Untersuchungen von von Roboz und mir hinsichtlich der plasmatischen Fortsätze ergeben haben, macht es erklärlich, dass, obgleich die Sache wie gesagt noch problematisch, ich für Solenophorus eher zur Schiefferdecker'schen Ansicht neige, als zu der von Thanhoffer's. Dann sind die „freien Plätze" Schiefferdecker's nichts anderes als die Lakunen des Gallertgewebes, und diese stehen durch die Porenkanäle direct mit der Aussenwelt in Verbindung[2]). Der Protoplasmamantel wird alsdann nur indirect oder gar nicht der Ernährungsfunction dienen. In den Lakunen finden wir dann ein hämolymphatisches Gefässsystem, welches, wie bei den Mollusken, nach aussen offen steht. Auf solche Verhältnisse, welche ich für die wahrscheinlichsten halte, werde ich nachher zurückkommen.

Endlich könnte es möglich sein, dass der Protoplasmamantel mit den Reproductionsorganen der Cestoden zusammenhängt. Ich erinnere an die eigenthümlichen Verhältnisse, welche bei der Bildung der Ovariolen der luftathmenden Arthropoden vorkommen,

1) Schiefferdecker l. c. p. 480—484.

2) Leydig (die Hautdecke und Schale der Gastropoden etc. Arch. f. Natg. 1876. p. 213), Müller's Archiv 1855. Lehrbuch der Histologie p. 442) beschreibt bei Cyclus Cornea, Limax, Helix etc., dass die Epithellage des Fusses von Porenkanälen durchsetzt sei, mittelst derer die Bluträume mit der Aussenwelt in Verbindung stehen. Auch bei Anneliden (Ueber Phreoryctes Menkeanus, dieses Archiv Bd. I. p. 282) sind derartige Verhältnisse von dem genannten Forscher nachgewiesen worden.

wie daselbst aus einer protoplasmatischen Masse mit eingestreuten Kernen, in der man jedoch die Grenzen der Zellen, welchen diese angehören, nicht erkennen kann, durch Vergrösserung einzelner Kerne und Bildung eines Protoplasmaballen um dieselben, das Urei entsteht.

Welche räthselhafte Function aber auch immer das besprochene Gebilde haben mag, epithelialer oder bindegewebiger Natur ist es sicher nicht. Eher haben wir es in dem in Rede stehenden Gebilde mit lebendiger Substanz zu thun, eher fungirt dasselbe wie der lebendige Protoplasmaleib einer Amöbe oder Foraminifere. Ohne dass ein directer Nerveneinfluss erforderlich, ist es denkbar, dass der Protoplasmamantel seine Pseudopodien durch die Porenkanäle der Cuticula streckt, sei es um als Sinnesorgan sich über die Aussenverhältnisse zu orientiren, sei es um direct ernährende Verrichtungen auszuüben [1]).

Pintner [2]) kommt in seiner Beschreibung über den Bau des Kopfes von Tetrachynchus longicollis auf ähnliche Gebilde zu sprechen. Sie bilden eine Zellenlage zwischen Epithel und dem eigentlichen Parenchym. Er sieht diese Gebilde ungefähr so, wie ich den Protoplasmamantel beschrieben habe, während aber dieser bei bei Solenophorus bis dicht unter die Cuticula reicht, lässt Pintner noch ein gesondertes Epithel bestehen. Er bringt diese Gebilde in Zusammenhang mit der Ernährung (p. 59).

Ich betrachte jetzt:

III. Das Wassergefässsystem.

Unter dem Ausdruck: Wassergefässsystem versteht man bei den Cestoden Röhren, die vom Scolex aus die ganze Strobila durch-

1) Vergl. zu diesen kurzen Bemerkungen über die Funktionen des Protoplasmamantels Th. W. Engelmann, Physiologie des Protoplasmas in Handbuch der Physiologie von S. Hermann, Bd. I. 1879; ferner die Arbeiten von R. Hertwig in Jenaische Zeitschrift Bd. XI. 1877. Fol in Mém. de la Soc. de Phys. etc. de Genève T. XXVI. 1879. G. Klebs, Form und Wesen des pflanzlichen Protoplasmas. Biolog. Centralbl. I. Nr. 16, 17, 19. Flemming, Zellsubstanz, Kern und Zelltheilung. Leipzig, Vogel 1882. Kollmann, Ueber thierisches Protoplasma, Biolog. Centralbl. II. 1882. Nr. 3 und 4.

2) Th. Pintner, Untersuchungen über den Bau des Bandwurm-



ziehen. Nach Häckel[1]) soll man dieselben phylogenetisch als mächtig entwickelte schlauchförmige Hautdrüsen betrachten, ähnlich den Schweissdrüsen der Säugethiere und gleich diesen aus dem Hautsinnesblatte entstanden.

Mit dem Eintritte der Metamerenbildung an der Scolexform wird nach C. Gegenbaur[2]) der terminale Abschnitt dieses Gefässapparates der ältesten Proglottide zugetheilt, in welcher er mit einer blasigen Anschwellung und einem Porus excretorius münden soll, die jüngeren Proglottiden erhalten nur Theilstücke der Kanäle. Ueber das Verhalten des ganzen Kanalsystems bestehen bis heute sehr divergente Ansichten. Hinsichtlich der älteren Ansichten über dieses Gefässsystem verweise ich auf die ausserordentlich eingehende und übersichtliche Literaturangabe bei Kahane, und berücksichtige selbst eingehender erst die Arbeiten des letzten Decenniums.

Was Sommer und Landois[3]) eigentlich mit ihrem „plasmatischen Kanalsystem" bei Bothriocephalus gemeint haben, weiss Niemand, es hat auch Niemand dasselbe wieder beobachtet und es bleibt nichts anderes übrig, als dasselbe einstweilen ins Reich der Fabel zu verlegen[4]). Der Bericht, den die genannten Forscher über die eigenthümlichen Seitengefässe der Strobila — Anfang und Endigung wurden nicht untersucht — geben, ist kurz folgender: Es existiren jederseits zwei Seitengefässe, sie liegen in der sogenannten Mittelschicht, die zu innerst gelegenen beschreiben in den einzelnen Gliedern Bogen, die äusseren verlaufen grade und gestreckt. Der Durchmesser der inneren Seitengefässe ist stärker als der der äusse-

körpers etc. in Arbeiten aus dem zoologischen Institute Wien. T. III. 1881 p. 57 ff.

1) Häckel, Anthropogenie. Leipzig, Engelmann. 1874. p. 666.

2) Gegenbaur: Grundriss der vergl. Anatomie. 2. Auflage. Leipzig 1860. p. 185.

3) Sommer und Landois l. c. p. 47 u. T. VII Fig. 1.

4) Pintner (l. c. p. 58) allerdings sagt: „Das ganze Aussehen dieser hier besprochenen Gewebsschicht (es ist die von ihm p. 57 beschriebene zwischen Epithel und dem eigentlichen Körperparenchym gelegene Zellenlage höchst eigenthümlichen Characters gemeint) erinnert gewiss lebhaft an das von Sommer in seiner ersten Arbeit beschriebene, feine und äusserst zartwandige plasmatische Kanalsystem, mit einer Tränkungsflüssigkeit von mattem Fettglanz, und ich glaube nicht irre zu gehen, wenn ich seinen Fund mit dem beschriebenen Organsysteme identificire.

ren, die Contouren der ersteren treten schärfer hervor als die der letzteren. Irgendwelche Commissuren unter den Gefässen gelangten nicht zur Beobachtung. Die äusseren Gefässe sind häufiger mit einer fein punktirten Masse gefüllt als die inneren. In den geschlechtsreifen Proglottiden gibt es jederseits als Fortsetzung des äusseren Gefässes der jungen Glieder nur einen Seitenkanal. Die Seitengefässe werden von einem Balkenwerk eingerahmt, welches aus der bindegewebigen Grundsubstanz des Körperparenchyms hervorgeht.

Schneider[1]) theilt einige Beobachtungen über das Wassergefässsystem von M. Ehrenbergii mit. Daraus ist hier nur von Interesse, dass er allen Plathelminthen im Inneren besagter Gefässe stellenweise Wimperbesatz zuspricht, welchen er nach dem Beispiele von von Siebold aus Czermack'schen undulirenden Membranen bestehen lässt.

Nach Sommer[2]) gibt es an den unteren Gliedrändern von Taenia solium und medioc. zwischen den Wassergefässlängsstämmen Queranastomosen — wie schon Leuckart[3]), der auch Gefässanastomosen (Ringanastomose) im Köpfchen von Cysticercus pisiormis abbildet[4]), nachwies — und wo diese in die Hauptstämme einmünden, findet sich ein Klappenapparat, der aus zwei einander gegenüber liegenden Falten oder Duplicaturen der structurlosen Grenzhaut gebildet wird und der Flüssigkeitssäule nur einen Durchfluss gegen das Ende der Kette hin gestattet. Wimperhaare oder Wimperläppchen gibt es nicht. Die Kanalwände besitzen keine Contractilität. Der Inhalt der Gefässe gerinnt in Alcohol abs. und enthält Substanzen, die dem Xanthin oder dem Guanin sehr nahe stehen. Auch in dieser Arbeit ist die Rede von besonderen plasmatischen Längsgefässen, welche „Blut“ führen.

Nach Blumberg[5]) gibt es bei einigen Taenien in der Strobila

---

1) Schneider l. c. p. 93.

2) Sommer, Ueber den Bau etc. von Taenia medioc. und solium. Zeitschr. f. w. Zoologie. 1874. Bd. 24. H. 4 p. 515 u. 516. Anmerk. — Daselbst zu vergl. T. XLIII u. XLIV. Fig. 1E[2].

3) Leuckart l. c. p. 171.

4) id. Blasenbdw. Fig. 9 T. IV.

5) Blumberg, Ein Beitrag zur Anatomie der T. plicata, perfoliata, mamillana. Arch. f. wissenschaftl. und prakt. Thierheilkunde. 1877. Bd. III. p. 39, 40.

jederseits nur einen Längsstamm. Die Längsstämme entspringen im Scolex aus verzweigten Gefässen, welche mit den Porenkanälen der Cuticula in Verbindung stehen und senden in den einzelnen Gliedern Aeste ab. Dem ganzen Kanalsystem kommt nach ihm die Function eines Darmes und Blutgefässsystemes zugleich zu, die Saugnäpfe repräsentiren den Mund. Aehnliche Ansichten finden sich bekanntlich schon in der älteren Literatur, so z..B. bei Nitzsch und Owen, Brenner, Mehlis, Platner, Blanchard[1]).

Nach Steudener's[2]) schönen und eingehenden Untersuchungen besteht zwischen Taenien und anderen Cestodenfamilien hinsichtlich der Wassergefässe ein „durchgreifender Unterschied".

Bei ersteren beginnen dieselben im Scolex mit einem Gefässringe, der bei den verschiedenen Arten verschieden gestaltet ist, von diesem Ringe aus treten dann, oftmals vorher noch Schlingen und Knäuel bildend, die Seitengefässe in die Gliederkette ein. Deren gibt es in derselben jederseits zwei, anfangs gleich weit, später im Durchmesser verschieden. Das mit kleinerem Durchmesser versehene Gefäss hört endlich auf, ob es blind endigt oder in das grosse Gefäss einmündet blieb unermittelt. Am hinteren Rande jedes Gliedes aller Taenien gibt es eine Quer- nicht Ringanastomose zwischen den beiden mit grösserem Durchmesser versehenen Seitenstämmen. Die Ausmündung des Gefässsystems geschieht bei Taenien im letzten Gliede mit einer Oeffnung der Queranastomose. Ob irgendwo ein Klappenapparat vorhanden, bleibt ungewiss.

Ganz anders sind die Verhältnisse bei Bothriocephalus. Im Kopfe mit feinen Gefässstämmen beginnend, verlaufen eine grosse Anzahl von Längsstämmen (bis 18) in der Strobila mit zahlreichen Anastomosen und münden alle im letzten Gliede gesondert aus. Eine contractile Blase existirt nirgends. Wimpervorrichtungen in den Gefässen kommen bei Cestoden nicht vor. Die Wandung der Wassergefässe ist überall eine structurlose Membran ohne jeglichen Muskelbelag. Der Inhalt der Gefässe ist bei allen Cestoden eine helle, wohl von Eiweiss freie Flüssigkeit.

Nach Zograf[3]) gibt es bei Triaenoph. nodul. jederseits nur ein einzelnes Gefäss, Wimpervorrichtungen konnte er nicht bestäti-

1) Vergl. die Literaturangabe bei Blumberg und bei Kahane.

2) Steudener l. c. p. 287—292.

3) Zograf l. c. p. 7. sq.

gen. Nach Kahane[1]) durchziehen jederseits 2 Längsgefässe spiralig verlaufend die Strobila. Sie entspringen aus einem plexusartigen Gefässringe im Scolex und stehen mit einem den ganzen Körper durchziehenden feinen Capillarnetze in Verbindung. Zwischen ihnen treten Ringanastomosen auf.

Was die histiologischen Verhältnisse des Gefässsystems anbelangt, so lässt Kahane die Frage nach Wimpervorrichtungen offen Die Wandung ist eine structurlose Membran ohne eigenen Zellenbelag und ohne selbständige Contractilität. Klappenapparate in den Hauptgefässen wurden nicht aufgefunden.

Hinsichtlich der physiologischen Bedeutung des Apparates bemerkt Kahane, dass „um als excretorisches Organ in der wahren Bedeutung des Wortes zu gelten, die Gefässe ein Epithel besitzen müssten". Da dieses nicht vorhanden betrachtet er dieselben als ein System von Ausführungsgängen, zu dem das Körperparenchym als eigentliche Drüse sich verhält. Nach Laczkó[2]) besteht das Wassergefässsystem von Tetrarhynchen aus Raja clavata aus 2 seitlich gelegenen spiralig verlaufenden Kanälen, die einer selbständigen Wandung entbehren und in der letzten Proglottide zu einer Ampulle zusammenfliessen.

Die letzten Jahre haben eine Reihe hochinteressanter Arbeiten und Ansichten über die Wassergefässe gebracht. Dahin gehören namentlich die schönen Untersuchungen Pintner's[3]) an Tetrabothrien und Tetrarhynchen.

Von besonderer Wichtigkeit sind namentlich seine Angaben über Flimmerbewegung im Bereiche des Gefässsystems, welche bekanntlich Böttcher[4]), Stieda[5]), Sommer und Landois Steudener, Donnadieu[6]), Blumberg, Zograf und Kahane vor ihm nicht aufzufinden vermochten. Im Zusammenhange mit den 4—20 Langskanälen existiren blindendigende Flimmertrichter,

1) Kahane l. c. p. 203—208.

2) Laczkó, Zoolog. Anz. 1880. p. 429.

3) Pintner, Untersuchungen über den Bau des Bandwurmkörpers in Arbeiten aus dem zoolog. Institute der Universitat Wien und der zoolog. Station in Triest. T. III. Wien 1881.

4) Böttcher, in Virchow's Arch. Bd. 47. 1869. p. 370—372.

5) Stieda, Ein Beitrag zur Anatomie d. Bothriocephalus latus. Arch. f. Anat. u. Physiol. u. wissenschaftl. Medicin. 1864.

6) Donnadieu, Journ. de l'anatomie et de la physiologie etc. Paris 1877.

welche einzellige ausscheidende Drüsen repräsentiren und den Anfang des ganzen Wassergefässystems bilden. Die Trichterzellen liegen in der Zone zwischen Körperparenchym und Epithel. Die glashellen Wandungen der Gefässe besitzen als Matrix ein besonderes Aussenepithel. „Der Grundtypus für den Verlauf der Längsgefässe ist eine einfache, bis an die Stirnwand des Kopfes vorgeschobene, aus einem dorsalen und einem ventralen Aste gebildete Schlinge in jeder Körperhälfte, deren Neigung zur Insel- und Anastomosenbildung bei den verschiedenen Arten eine Reihe complicirter Verlaufsformen liefert.“ Die Längskanäle communiciren durch eine Endblase oder mit besonderen Endöffnungen (bei Triaenophorus auch am Kopfe und Halstheile) mit der Aussenwelt: Alle Aeste, welche von den Längskanälen abgehen, „kehren entweder zu den eigenen Muttergefässen zurück, oder münden in benachbarte, so dass es nirgends blindsackartige Enden, beutelförmige Verästelungen oder ähnliche Bildungen gibt; Communicationen mit Hohlräumen des Körpergewebes kommen nirgends vor.“ Die Angaben Pintner's sind also von denen früherer Autoren sehr verschieden.

Specielle Untersuchungen über den excretorischen Apparat bei Solenophorus liegen von Poirier[1]), Moniez[2]) und von Roboz[3]) vor. Poirier hat an Exemplaren, die nur kurze Zeit in Spiritus gelegen hatten, Injectionen angestellt. Es gibt sechs Längsgefässe, davon communiciren die innersten am Anfange jedes Gliedes durch Anastomosen. Die anderen Gefässe zeigen in den Gliedern keine Communication, bilden aber „dans le scolex un réseau qui les réunit les uns aux autres.“ „Le vaisseau externe, arrivé dans le scolex, s'enfonce plus profondément en passant sous les deux autres, monte le long de la fente, qui sépare les deux bothridies, jusque vers l'extrémité du scolex; là, il se divise en deux branches qui vont se ramifier dans chaque bothridie. Le vaisseau médian d'un calibre plus petit que celui des deux autres, passe au-dessus du vaisseau externe et, vers la moitié de la longueur du scolex, se bifurque

1) Poirier, Sur l'appareil excréteur du Solenophorus megalocephalus in Compt. rend. 1878. p. 1043—1045.

2) Moniez, Sur quelques points d'organisation du Solenophorus megalocephalus in Bulletin scientifique du Dep. du Nord. 2. Série p. 113—123.

3) v. Roboz l. c p. 271—276.

en deux branches qui vont se réunir au résau formé par les branches de division du vaisseau externe.

Quant à vaisseau interne, il se bifurque immédiatement après son entrée dans la tête et forme un réseau à mailles très larges qui se réunit au réseau à mailles plus serrées provenant du vaisseau externe. Les trois paires de vaisseaux ne forment dont q'uun seul système.

Ausser diesem Gefässsystem soll es noch ein oberflächliches als Circulationsapparat geben, der mit dem übrigen Gefässsystem communicirt und zwar durch Verzweigungen eines in jedem Gliede sich findenden Astes des äusseren Längskanales des tiefer gelegenen Gefässsystems.

Der Irrthum Poirier's hinsichtlich der sechs Längsstämme wurde dann von Moniez, von dessen Arbeit ich selbst leider nicht Einsehen nehmen konnte, welcher die sechs auf vier reducirt, berichtigt. Des Letzteren Angaben schliesst sich von Roboz an. Hinsichtlich der Gefässverzweigung im Scolex stimmen seine Angaben im Allgemeinen mit denen von Poirier überein. Ein oberflächliches Wassergefässsystem im Sinne von Knoch[1]) und Böttcher[2]) findet von Roboz auch. Knoch beschreibt es als zahlreich anastomosirendes Röhrensystem, das unmittelbar unter der Haut des Thieres liegt und Flimmer- und Körnchenbewegung zeigt. Böttcher, konnte dasselbe nur im Scolex und in den jüngeren Gliedern, nicht mehr in den reifen Proglottiden sehen. Der Inhalt der betreffenden Kanäle ist wasserhell; Flimmerung zeigt sich nicht. Die Endigung der feinsten Wassergefässe im Sinne von Bütschli[3]), Fraipont[4]) und Pintner[5]) konnte von Roboz an seinem Material nicht zur Darstellung bringen. Weiter berichtigt von Roboz dann den Irrthum Laczkó's, dass die Wassergefässe membranlos seien, und weisst die Ansicht von Pintner zurück, dass sie einen äusserlichen Epithelbelag führten. Eine wesentlich

1) Knoch, Naturgeschichte des breiten Bandwurms. 1862. p. 118 u. 119.

2) Böttcher in Virchow's Arch. Bd. 47. 1869. p. 370—372.

3) Bütschli, Bemerkungen über den excretorischen Gefässapparat der Trematoden. Zool. Anzeiger. 1879. Nr. 41.

4) Fraipont, Recherches sur l'appareil excreteur des Trematodes et des Cestodes, in: Extrait des Archives de Biologie publiées par van Beneden. V. 1. 1880. p. 415—456.

5) Pintner l. c.

neue Beobachtung, welche von Roboz gemacht haben will, ist, dass die im Scolex und in der Strobila verlaufenden Längskanäle und die Anastomosen zwischen den beiden inneren Längskanälen eigene aus Ring- und Längsfasern bestehende Muskulatur besitzen.

Meine Untersuchungen haben ergeben, dass es in der Strobila jederseits zwei Längsgefässe gibt (Fig. 8 ik. ek). Dieselben nehmen in dem Scolex ihren Ursprung und ziehen durch sämmtliche Glieder. Sie liegen ausschliesslich und allein in der von Eschricht und Leuckart als Mittelschicht bezeichneten Körperpartie innerhalb des starken Ringmuskelschlauches. Ob von Roboz ganze Querschnitte durch die Proglottide gelegt hat, weiss ich nicht, jedenfalls gibt er keine Abbildung eines derselben, auf welchem man die Lage der Wassergefässlumina erblicken könnte. Fast muss man bei seiner Darstellung manchmal zweifeln, dass er die Längsstämme überhaupt auf dem Querschnitte gesehen hat; denn er sagt bei der Gelegenheit der Besprechung von einem etwaigen Zusammenhange der Kalkkörperchen mit dem Gefässsystem, in der Mittelschicht sei keine Spur eines Wassergefässsystems vorhanden[1]). Dies wäre seinerseits ein starker Irrthum. An einer anderen Stelle (p. 273) heisst es dann, dass die Längsgefässe „am Rande der Mittelschicht" verlaufen. Aus solchen sich widersprechenden Aeusserungen ist es schwer sich über die eigentlichen Ansichten des Autors zu orientiren.

Von den beiden Längsstämmen hat der zu innerst gelegene das weiteste Lumen (Fig. 8 e k). Auf gelungenen Querschnitten wenig geschrumpfter Glieder beträgt dasselbe 0,175 mm, das des nach aussen gelegenen Gefässes dagegen nur 0,05 mm. Je weiter sich die Glieder dem Ende nähern, desto stärker wird der innere Seitenstrang, während der äussere annähernd das gleiche Lumen bis zuletzt beibehält, nicht aber enger wird, wie von Roboz[2]) es meint. Dass in den bereits geschlechtsreifen Gliedern die Verbreiterung des inneren Längsstammes plötzlich inne hält, um einer Abnahme des Gefässdurchmessers wieder nachzugeben, ein Umstand, auf welchen Pintner[3]) bei Calliobothrium verticillatum und auf welchen schon früher J. P. van Beneden[4]) aufmerksam machte,

1) v. Roboz l. c. p. 270 Zeile 14 und 15.

2) v. Roboz p. 273

3) Pintner l. c. p. 29.

4) J. P. van Beneden l. c. p. 257.

kann ich bei Solenophorus nicht bestätigen. Die inneren starken Seitengefässe verlaufen nicht in grader Linie, sondern beschreiben in den einzelnen Proglottiden einen wellenförmigen Weg. In den Anfangsgliedern sind die Wellen der geringeren Grösse der Proglottiden entsprechend kürzer als in den dem Ende näher gelegenen. Der Verlauf der engeren äusseren Seitengefässe dagegen ist ein gerader, und so kommt es denn, dass auf dem Querschnitte diese letzteren bald näher, bald entfernter von den Innengefässen lagern. Dass die genannte verhältnissmässig regelmässige Wellenlinie des inneren Längskanales durch Muskelcontraction hervorgerufen wird, scheint mir durchaus unwahrscheinlich, ich glaube vielmehr, dass wir anzunehmen berechtigt sind, in dieser Schlängelung eine grössere Flächenentfaltung erblicken zu dürfen.

Wenn ich, wie die meisten anderen Autoren von inneren und äusseren Längsgefässen rede, so geschieht dies deswegen, weil man auf geeigneten Querschnitten das Lumen des schwächeren Gefässes mehr dem Proglottidenrande zugerückt findet.

Doch darf man sich nicht denken, dass die zwei in Stärke verschiedenen Seitenstämme auch gleichzeitig in dieselbe parallel zur Fläche des Gliedes durch dieses gelegte Ebene fallen, nein, die Verhältnisse gestalten sich vielmehr so, wie auch neuerdings Pintner[1]) besonders hervorhebt, dass das stärkere Gefäss am nächsten der ventralen Gliedfläche liegt, während das schwächere der dorsalen Fläche näher verläuft (vergl. Fig 8 u. 9). Was die Endigung der 4 Seitengefässe anbelangt, so habe ich jedes derselben stets mit einer besonderen Mündung nach Aussen am hinteren Proglottidrande angetroffen. Dass das schwächere Gefäss blind endige, oder in das stärkere einmünde, muss ich für Solenophorus bestreiten. Von dem Vorkommen einer Endblase kann ich nichts berichten, da an dem Untersuchungsmaterial, welches mir zur Disposition stand, das ursprüngliche Körperende nicht mehr vorhanden war. Eine schrittweise Bildung eines Porus excretorius, wie Leuckart[2]) für T. cucumerina angibt, kann ich für Solenophorus nicht bestätigen. Besondere Ausmündungen der Hauptstämme am Kopfe oder Halse, wie Pintner[3]) bei Triaenophorus nodulosus be-

---

1) Pintner l. c. p. 30.

2) Leuckart l. c. p. 172.

3) Pintner l. c. an verschiedenen Stellen.

schreibt, finden sich bei Solenophorus nicht. Inselbildungen an den Längsstämmen der Strobila, konnte ich mit Ausnahme der dem Scolex am nächsten liegenden Halspartie nicht wahrnehmen.

In der Nähe des hinteren Randes eines jeden Gliedes existirt zwischen den inneren Längsgefässen eine diesen an Stärke fast gleichkommende Queranastomose (Fig. 9 qa). Sie besteht aus einem schwach geschlängelten, nicht ringförmig gebildeten Communicationskanal, welcher eine oder mehrere Abzweigungen zeigt, von denen einige in die Hauptanastomose zurücklaufen (Fig. 9 i a), andere aber allmählig in die Lakunen des Gallertgewebes übergehen (Fig. 11. l a). Weitere Anastomosen zwischen den stärkeren Seitengefässen, oder zwischen den schwächeren, oder zwischen den stärkeren und schwächeren finden sich nicht. Manchmal erreicht der von dem Hauptgefäss abgehende Ast dasjenige der anderen Seite nicht, es kommt dann nicht zur vollständigen Anastomose, sondern der Ast geht ebenfalls in das Lakunensystem über (Fig. 11 l a). Auf diese Thatsachen, dass die centralen Theile des Gefässsystems mit den Lakunen communiciren, lege ich Gewicht! Wie steht es nun mit der Gefässvertheilung im Scolex? Die Schilderung, welche von Roboz[1]) über dieselbe gibt, ist nicht darnach angethan, die Verhältnisse klar zu legen. Auf die wundervollen und klaren Darstellungen Pintner's, deren genaues Studium jedem Beobachter bei Untersuchungen über das Wassergefässsystem des Scolex willkommen sein muss, geht von Roboz gar nicht näher ein.

Nach meinen Untersuchungen muss ich die vier Wassergefässlängsstämme mit Pintner einfach als Theile zweier Gefässschlingen betrachten, welche um die Bothridien des Scolex sich herumlegen. Um jede der Haftscheiben läuft in gleicher Dicke eine Gefässschlinge, und die beiden Enden derselben treten in gleicher Dicke in den Halstheil ein (Fig. 12), um als Längskanäle in der oben beschriebenen Weise durch die ganze Strobila zu verlaufen.

Die von Pintner beschriebene Inselbildung, kommt im Scolex von Solenophorus auch vielfach vor. Es zweigen sich nämlich von dem Muttergefäss über kürzere oder längere Strecken Gefässpartien ab, um dann wieder in das Muttergefäss zurückzukehren. Diese Nebenarme besitzen dieselbe Stärke wie das Muttergefäss.

---

1) v. Roboz l. c. p. 273—274.

Ein Scolex, in welchem unter der Lupe ein Theil des Gefässapparates mit Berliner Blau injicirt wurde, gibt nach oberflächlicher Entkalkung und gründlicher Aufhellung in Nelkenöl, ein Bild wie es Fig. 13 zeigt.

Das Präparat war durch die Manipulationen, die damit vorgenommen und die durch die lange Alkoholconservirung sehr erschwert wurden, stellenweise stark defect geworden, aus Mangel an Material konnte ich die Versuche nicht wiederholen. Man sieht drei gleich starke Gefässe (g f) in dem oberen Halstheile, das vierte ist nicht injicirt. Die Gefässe legen sich dann im Scolex in Form einer Schlinge um die Bothridien. An mehreren Stellen (i) kommt es zur Inselbildung, das Gefässstück g scheint einem Nebenarme als weitere Verästelung anzugehören.

Die Inselbildung der Gefässschlingen lässt sich ebenfalls auf Längsschnitten verfolgen, welche man in die Ebene der Schlingen durch die Bothride legt. Auf einem Querschnitte durch den Hals (Fig. 12) findet man nur die vier mit gleichem Durchmesser ausgestatteten Lumina der beiderseitigen Gefässschlingen. Die Inselbildung hat noch nicht begonnen. Legt man aber den Querschnitt ungefähr durch die Mitte des Scolex, so erhält man von den Hauptwassergefässen ein Bild, wie es Fig. 14 repräsentirt: Ringsum die Haftscheiben sehen wir durchschnittene Zweige der Gefässschlingen (Fig. 14 g f), hier sind sie horizontal, quer, dort schräg, an anderen Stellen längs getroffen, je nach der Richtung, in welcher sie den Saugnapf umlaufen. Was der ursprüngliche Schlingenstamm, was die Abzweigungen sind, lässt sich, um so mehr, da alle Theile der Gefässschlinge gleiche Stärke besitzen, natürlich nicht erkennen.

Quer- oder Ringcommissuren zwischen den beiderseitigen Gefässschlingen im Scolex, in der Weise, wie es Pintner für einige Cestoden beschreibt, scheint es bei Solenophorus nicht zu geben, wenigstens gelang es mir nicht derartige Verhältnisse nachzuweisen. Die schematische Zusammenstellung, welche von Roboz vom Wassergefässsystem des Scolex in seiner Figur 6 gibt, entspricht dem thatsächlichen Verhalten desselben nicht.

Klappenvorrichtungen habe ich im Gefässapparate trotz sorgfältigen Nachsuchens nirgends finden können, glaube somit auch nicht, dass dieselben vorhanden sind.

Die Fage, ob die Gefässe stellenweise Wimperbesatz tragen,

wie schon einige frühere Autoren: Meissner[1]), Leuckart u. a. m. angeben, muss ich offen lassen, das lange Aufbewahren des Materials in Alkohol lässt eine Entscheidung über derartige Verhältnisse nicht zu. Was den histologischen Charakter des bis jetzt besprochenen Theiles des Gefässapparates anbelangt, so konnte ich durch meine Untersuchungen eine besondere Muskulatur in der Wand der Längsgefässe, wie sie durch von Roboz[2]) beschrieben wird, nicht auffinden. Pintner[3]) behauptet, „im Gegensatze zu allen bisherigen Darstellungen, dass die Hauptstämme des Wassergefässsystems ein wohlausgebildetes Epithel besitzen, das zweifelsohne als Matrix ihrer glashellen homogenen Membran aufzufassen ist. von Roboz[4]) hat für Solenophorus ein solches Vorkommen zurückgewiesen. Mich haben diese Pintner'schen Angaben ausserordentlich interessirt und speciell für Solenophorus neugierig gemacht. Mit allen möglichen technisch histologischen Hülfsmitteln bin ich bestrebt gewesen, das Pintner'sche Epithel mir ad oculos zu demonstriren. Ich finde Folgendes: Die glashelle Wandung der Wassergefässe ist nicht das Product von Matrixzellen, sondern als structurlose Membran eine Ausscheidung des Gallertgewebes.

Aber es gibt in dem Gallertgewebe noch eine Art von Zellen, welche ich nur in dem Bereiche der Wassergefässlängsstämme und deren Queranastomosen sehe. Sie finden sich in dem Gallertgewebe eingebettet, auf Quer- und Längsschnitten den Gefässen hart angelagert. Sie sind oval, messen mit ihrer längsten Axe 0,02 mm, mit der kurzen Axe 0,015 mm. Sie bestehen aus einem körnerreichen Protoplasma, in welchem ein central gelegener, im Durchmesser 0,005 mm grosser Nucleus sich befindet. Das Gallertgewebe hat um den Protoplasmaleib eine structurlose Membran abgesondert. In dem Protoplasma liegen allerhand farblose Concremente (Fig. 3—6, 11, 15 dz), welche dafür sprechen, dass wir diese Gebilde wahrscheinlich als einzellige Drüsen anzusehen haben. Die Bedeutung der Drüsenzellen tritt uns in dem Körper mancher niederer Thiere in frappantester Weise entgegen, indem wir bei denselben oftmals Gebilde finden, welche wie drüsige Organe functioniren und dabei nur aus einer

1) Meissner, Zur Entwicklungsgeschichte und Anatomie der Bandwürmer. Zeitschr. f. wissenschaftl. Zool. Bd. V. p. 388 sq.

2) v. Roboz l. c. p. 275.

3) Pintner l. c. p. 21.

4) v. Roboz l. c. p. 275.

einzigen Zelle bestehen. Dass solche Drüsenzellen oft einen epithelialen Character repräsentiren, ist bekannt, ich brauche nur an die Drüsenzellen auf den Falten des Bojanus'schen Organes zu erinnern; indessen zu ihrer physiologischen Leistung bedarf die Drüsenzelle mehr Körperlichkeit als eine einfache epitheliale Platte sie besitzt. Ob die beschriebenen Zellen wie ich glaube mit der Bildung der hernach zu besprechenden Kalkconcremente in Zusammenhang stehen, werden weitere Untersuchungen, namentlich an frischen Objecten festzustellen haben.

Bis zu den schönen Untersuchungen Pintner's haben sich die Studien über das Wassergefässsystem der Cestoden, speciell über die soeben besprochenen Verhältnisse erstreckt. Mehr oder weniger ausser Acht gelassen hatte man dagegen den feineren Bau der peripherischen Wasserkanälchen, welche sowohl mit den inneren als auch äusseren Längsstämmen im Zusammenhange sich überall im Körper verzweigen. Namentlich der Ursprung der feinsten Wassergefässverzweigungen ist es, über welchen wir Pintner's Untersuchungen viel Wichtiges und Werthvolles verdanken. Ausser ihm hat Kahane feine Verzweigungen gesehen und Schneider ist der einzigste der Forscher aus den siebziger Jahren, welcher dem Wassergefässsystem sehr feine Ausläufer zuschreibt, an welchen sich ein becherförmiger Anhang ohne erkennbare Oeffnung befindet.

Bei Solenophorus finde ich folgende Verhältnisse: Wie schon erwähnt, besteht die Körpersubstanz dieses Cestoden aus Gallertgewebe, in welchem sich überall mehr oder wenige grosse Gewebslücken vorfinden. In diesen bemerkt man, nach der Peripherie des Gliedes an Häufigkeit zunehmend, sowohl im Scolex als auch in den sämmtlichen Proglottiden eigenthümliche Gebilde, welche sich ohne Anwendung von starken Systemen namentlich an älterem, lange Zeit conservirtem Material wie Zellkerne ausnehmen.

Es ist durchaus nicht unwahrscheinlich, dass dieser Umstand diejenigen Beobachter, welche die Gewebslücken nicht als solche erkannt, verleitet hat, die hellen Räumen, in denen besagte Gebilde vorkommen, für Zellen eines „grossblasigen Bindegewebes“ zu nehmen. Wendet man aber gute Tinctionsmittel: Hämatoxylin, Jodgrün, gewisse Azofarbstoffe und starke Vergrösserungen an, so entpuppt sich der vermeintliche Zellkern als etwas ganz anderes, nämlich als der Endapparát der feinsten Verzweigungen der Wassergefässe.

Dieselben sind zuerst von Schneider[1]) als solche erkannt und er lässt sie mit becherförmigen Anhängen, welche eine lange Wimper tragen besetzt sein. Seine Angaben aber sind von den späteren genannten Forschern nicht berücksichtigt und verfolgt worden, bis endlich Pintner[2]) sein Augenmerk auf dieselben richtete und seine weiteren eingehenden Untersuchungen daran schloss. Ich kann die Pintner'schen Beobachtungen für Solenophorus bestätigen. Die Wassergefässendapparate sind auch hier trichterförmige Gebilde (Fig. 3. u. 11 t), welche unmessbar feinen, sich vielfach in- und durcheinander schlängelnden Capillargefässen aufsitzen. In dem Hohlraum des mit glasheller Wandung ausgestatteten Trichters liegt ein mehr oder weniger konischer, mit der Spitze der Trichterverengung zu gekehrter Körper (Fig. 5p). Ob dieser im Leben eine schwingende Membran, eine wimpernde Platte oder eine starke Geissel, lässt sich an den Präparaten nicht mehr beurtheilen. Dass aber dieses Gebilde im lebenden Bandwurme bei der Wimperbewegung eine Rolle spielt, glaube ich mit Berücksichtigung der Pintner'schen Untersuchungen annehmen zu dürfen. Pintner lässt die Trichter durch eine membranlose, mit plasmatischen Ausläufern versehene kernführende Zelle abgeschlossen werden.

Wenn es mir trotz eifriger Bemühungen auch nicht gelungen ist, diese so schön und klar zu Gesichte zu bekommen, wie Pintner sie abbildet[3]), so habe ich durch die trümmerhaften Reste, die sich in den Präparaten davon erhalten haben, doch einigermassen die Ueberzeugung gewonnen, dass das von Pintner beschriebene Verhalten auch beim lebenden Solenophorus zutreffen möchte. Vor dem Trichtermund sehe ich oft einen Kern mit einem oder mehreren Kernkörperchen liegen (Fig. 3 u. 5tk), nur einige Male sah ich deutlich, dass eine spärliche, unregelmässig geformte, wasserhelle plasmaartige Masse den Kern umgab (Fig. 5k p t), in den bei weitem meisten Fällen finde ich nichts dem Trichter vorgelagert. Die Länge des Trichters beträgt 0,01134 mm, seine grösste Weite 0,00378 mm. Wie schon Pintner[4]) eruirt hat, sind diese Trichter wahrscheinlich die von Schiefferdecker beschriebenen Nervenendapparate.

Was nun die capillaren Ausführungsgänge des Trichter an-

1) Schneider l. c. p. 93.
2) Pintner l. c. p. 13 sq.
3) Pintner l. c. T. II Fig. 8.
4) Pintner l. c. p. 15, 16.

betrifft, so kann ich mit Pintner nur vor der Vorstellung warnen, dieselben wie z. B. Meissner[1]) es thut, als die feinsten Verzweigungen des centralen Gefässsystems aufzufassen. Die Flüssigkeit, welche den Inhalt des Wassergefässsytems bildet, bewegt sich centripetal. Die capillaren Gefässe sind Ausführungsgänge der Trichter und münden als solche in die centralen Theile des Apparates ein. Die Capillaren machen auf ihrem Verlaufe allerhand Biegungen und Schlingen, bilden stellenweise zahlreiche Anastomosen und oft fliessen mehrere in eine zusammen, wobei aber das Lumen an Stärke so gut wie nicht zunimmt, so dass also sämmtliche Capillaren, bis zu ihrer Einmündung in die Seitenlängsstämme oder deren Anastomosen überall gleich weit erscheinen.

Die Einmündung der Capillaren in die Längskanäle geschieht selten isolirt, sondern meistens vereinigen sich mehrere vor der Einmündung zu einem Delta (Fig. 3, 11, 15 △). Aehnliche Apparate wie die Trichter hat Thiry[2]) bei Cercaria macrocerca und Bütschli[3]) bei anderen Trematoden gefunden. Ich gehe jetzt zu der Frage über: Wo liegen die trichterförmigen Anfänge des Wassergefässsystems?

Ich finde sie immer in den Lakunen, manchmal hart an der vom Gallertgewebe gebildeten Wand, manchmal mitten im Hohlraume. Die Capillaren verlaufen in den interlakunären Gallertsträngen, wo sie sich vielfach treffen. Durch die Behandlung des Materiales bis zur Fertigstellung eines Präparates tritt häufig ein Abbrechen der Trichter von ihren Capillaren ein. (Fig. 3 u. 5 a t). Oftmals sieht man in der Lakune überhaupt keinen Trichter mehr, sondern nur der Kern der ihm aufsitzenden Zelle ist zurückgeblieben (Fig. 5 tk_1). Ein solches Bild macht anfangs den Eindruck, als hätte man wirklich eine kernhaltige Zelle vor sich.

Aber jeder Gedanke, dass diese „blasigen Hohlräume" Zellen sind, muss schwinden, wenn man dieselben mit einander communiciren sieht und wenn man an gut erhaltenen Stellen die Trichter darin findet. Pintner hat die Lakunen als solche nicht erkannt und hebt besonders hervor, dass die Trichter nicht etwa mit Lakunen in Verbindung zu denken seien.

---

1) Meissner l. c.

2) Thiry, Beiträge zur Kenntniss der Cercaria macrocerca. Zeitschr. f. w. Zoolog. Bd. X.

3) Bütschli, Bemerkungen über den excretorischen Gefässapparat der Trematoden. Zool. Anz. 1879. Nr. 42. p. 588 u. 589.

Wie früher erwähnt hat schon Schneider[1]) die Lakunen gesehen, aber seine Angaben sind von späteren Forschern wenig berücksichtigt worden.

Mit dem Eifer entwicklungsgeschichtliche Studien auf die verschiedensten Repräsentanten des Thierreiches zu übertragen sehen wir auch das Interesse an Spalten, Lücken oder Hohlräumen zunehmen, welche sich in den Geweben des Körpers vorfinden.

Ray-Lankaster[2]) gedenkt der Lakunen bei der Besprechung des Vorkommens des Mesoblasts und des damit zusammenhängenden sanguino-lymphatischen Gefässsystems.

„In all Triploblastica" — so sagt er — „it (nämlich das blood-lymph-system) is represented by lacunae or channels, or by mere wide setting of the cellular elements of the mesoblast, between and around which the movement of a fluid, so-called lymph, is possible. A blood-lymph-system or series of channels appears inits simplest form in the flat worms, where the main portion of those channellings in the mesoblast, sometimes spoken of as „water-vascular-system", must be regarded as the commencing differentiation of the bloodlymph-vascular-system". Und weiter: „The channels of the water vascular-system in those cases are seen in section to be intersected by long branching cells; they are, in fact, only partial excavations of the mesoblastic tissue".

Ray-Lankaster erblickt in dem Wassergefässsystem (Lacunen und Kanäle) den Ausgangspunkt für die Bildung der Leibeshöhle und der Blutgefässe und das System der Wassergefässe ist sowohl excretorischer als auch sanguino-lymphatischer Apparat, wo der eine aufhört und der andere beginnt bleibt unentschieden.

Fraipont[3]) hat ebenfalls Gewebslücken und Trichter der Wassergefässe gesehen, äussert aber seine Meinung, im Gegensatze zu Ray-Lankaster, reservirt dahin, dass der ganze Gefässapparat excretorischer Natur sei[4]).

---

1) Schneider l. c. p. 77.

2) Ray-Lankaster, On the primitive Cell-layers of the Embryo. Annals et Magazine of natural History etc. Vol. XI. 4. Series. 1873. p. 331 u. 332 und später: Notes on the embryologie and cassification of the animal kingdom etc. Quarterly Journal of microsc. sc. Vol. XVII. 1877.

3) Fraipont, Recherches sur l'appareil l'excréteur des Trématodes et des Cestodes. Archives de Biologie T. II. Fig. 1.

4) Ich war gezwungen Fraipont's Meinung aus zweiter Hand kennen

Aus einem Missverständniss der Lankaster'schen Ansichten seitens Fraipont entsteht dann der ebenso hartnäckige als ergötzliche Federkrieg zwischen Ray-Lankaster und van Beneden[1]) auf dem internationalem Gebiete des zoologischen Anzeigers.

Inzwischen erscheint noch die Arbeit der Gebrüder Hertwig[2]), die in den Streit mit hineingezogen, denselben noch verwickelter macht.

Nach Villot existiren die Trichter der Wassergefässe bei den Plathelminthen nicht[3]), die Existenz einer Leibeshöhle bleibt zu beweisen. Das Gefässsystem dient gleichzeitig der Absorption, der Respiration, der Circulation und der Excretion, wie Villot schon früher[4]) angegeben. Bei Hertwig's heisst es: „Von den Hauptstämmen gehen zahlreiche Seitenäste ab, die viel feiner wie jene sind, bis an ihr Ende ein gleiches Lumen trotz häufiger Verästelungen beibehalten und untereinander durch netzförmige Anastomosen vereinigt sind." Eine „seitliche Oeffnung" an den Enden der feinen Kanäle, mit einem undulirenden Wimperläppchen ausgestattet, tritt „mit den Gewebsspalten in Zusammenhang, welche nach allen Richtungen das Mesenchym durchsetzen."

Nach Hatschek[5]) mangelt den Platoden eine Leibeshöhle und dadurch ist die characteristische Umbildung des Excretionsapparates, Mangel der Flimmertrichter und eine vielfache Verästelung der Excretionskanäle bedingt.

Die geradezu sich widersprechenden Ansichten über die Endigung der feinsten Wassergefässe und über Hohlräume im Körperparenchym der Plathelminthen seitens einer Reihe neuerer Beobachter

---

zu lernen, da es mir nicht möglich war, die Arbeit selbst zur Einsicht zu erlangen.

1) Vergl. Zool. Anzeiger Nr. 85, 91, 96, 101, 110.

2) O. und R. Hertwig, Die Coelomtheorie: Versuch einer Erklärung des mittleren Keimblattes. Mit 3 Taf. Jena, Fischer 1881.

3) Villot, L'appareil vasculaire des Trematodes, considéré sur le doubles point de vue de sa structure et de ses fonctions in Zool. Anz. 1882. Nr. 121. p. 507.

4) id. Sur l'appareil vasculaire des Trématodes (C. R. de l'Académie des Sciences, Seance du 5. Juin 1876). Organis. et developpement de quelques. espèces de Trématodes endoparasites marins (Ann. des sc. nat. Zool. 6. Série. Tom VIII).

5) Hatschek, Studien über die Entwicklungsgeschichte der Anneliden in Arbeiten aus dem zoolog. Institut Wien. Bd. I. H. 3.

haben mich mit besonderer Aufmerksamkeit diese streitigen Punkte verfolgen lassen. Dass die feinsten Gefässkanälchen mit Trichterorganen enden, steht nach Schneider's, Pintner's, und meinen Untersuchungen bei Solenophorus über allen Zweifel, dass diese Trichter in lakunären Hohlräumen liegen, muss ich ebenfalls als Thatsache hinstellen. Es bleibt jetzt noch zu erörtern übrig, was die Lakunen sind, und ob die Trichter mit dem Hohlraum derselben in irgend welcher Weise communiciren, oder gänzlich abgeschlossen sind.

Vor kurzer Zeit noch betrachtete man die Plathelminthen als parenchymatöse Thiere. Heute aber neigen eine Reihe von Forschern auf eingehende anatomische Untersuchungen, durch welche die Existenz von Hohlräumen in der Bindesubstanz ausser Zweifel gestellt wurde, gestützt, mehr dazu, diesen Würmern eine Leibeshöhle zu vindiciren. Bei Landplanarien spricht Moseley[1]) von einer Leibeshöhle; bei der durch Thiry[2]) genauer bekannt gewordenen Cercaria macrocerca giebt es ebenfalls eine solche. Auch Graff[3]) äussert in seinen Turbellarienstudien ähnliche Ansichten. Wenn man aber die Arbeiten der einzelnen Forscher miteinander vergleicht, und wenn man daraus die wichtigsten Resultate hinsichtlich des Vorkommens und der Beschaffenheit der sogenannten Leibeshöhle sich in ein übersichtliches Resumé zusammenstellt, so fühlt man deutlich, dass in der Bezeichnung Leibeshöhle wenig Uebereinstimmung, aber viele Willkür herrscht.

Es ist nun das grosse Verdienst der Gebrüder Hertwig, nachdem schon Huxley eine Nomenclatur gegeben, in die bisherige Unsicherheit des Begriffes Leibeshöhle einige Klarheit gebracht zu haben, indem sie je nach der abweichenden Entwicklung und Bildung der Leibeshöhle dieselbe als Enterocoel oder Pseudocoel hinstellen, wobei noch die Art und Weise des Verhaltens zur Bindesubstanz und zum Gefässsystem zu weiteren subclassificatorischen Benennungen führt.

Das von mir bei Solenophorus nachgewiesene Lakunensystem

1) Moseley: On the anatomy and histology of the Landplanarians of Ceylon: Philos. Transact. Vol. 164. Pt. I.

2) Thiry l. c.

3) Graff, Kurze Berichte über fortgesetzte Turbellarien-Studien. Zeitschrift f. wissenschaftl. Zool. Bd. XXX. Suppl.

repräsentirt nach meiner Ansicht geradeso die Leibeshöhle[1]), wie das der Mollusken, speziell der von mir untersuchten Lamellibranchiaten[2]). Ich belege sie mit dem ganz passenden, auch von Bütschli[3]) für Trematoden gebrauchten Ausdruck „rudimentäre Leibeshöhle", und zwar aus dem Grunde, weil ich mir über die Frage, ob die Leibeshöhle der Cestoden und Lamellibranchiaten ein Enterocoel oder ein Pseudocoel (und zwar ein beginnendes Schizocoel) im Sinne der Gebrüder Hertwig[4]) bildet, bei dem Standpunkt der einschlägigen Entwicklungsgeschichte einstweilen kein Urtheil erlaube. Vorläufig neige ich hinsichtlich der Genese der Leibeshöhle noch am meisten zu der Hypothese der Engländer[5]), welche einem einheitlichen Ursprung des Coeloms den Vorzug geben. In der Leibeshöhle liegen, wie schon erwähnt, bei Solenophorus die Trichter der Wassergefässe. Dieselben sind nach Pintner bei anderen Cestoden durch eine Zelle völlig geschlossen. Auch ich glaube, so weit es das conservirte Material zuliess, Reste solcher Zellen gesehen zu haben. Durch diese Zellen nun ist zwar eine directe, aber keine indirecte Communication des Gefässsystems

1) Griesbach, Das Gefässsystem und die Wasseraufnahme bei den Najaden und Myliliden. Zeitschr. f. w. Zool. Bd. 38.

2) Auch Kollmann (Ueber Verbindungen zwischen Coelom und Nephridium in Festschrift zur Feier des 500jährigen Bestehens der Julius-Maximilians-Universität Würzburg. Basel 1882) hat neuerdings wieder für die Lamellibranchiaten eine Leibeshöhle beansprucht.

3) Bütschli l. c. p. 588.

4) Nach Hertwig sind Plathelminthen und Mollusken Pseudocoelier. Vergl. l. c. p. 83.

5) Balfour: Early stages in the development of vertebrates. Quart. journ. of micr. sc. Vol. XV. 1875. — id. A monograph of the development of elasmobranch fishes. London 1878. — id. On the structure and homologies of the germinal layers of the Embryo. Quart. journ. of micr. sc. 1880. — id. Larval forms: their nature, origin and affinities ibid. 1880.

5) Huxley, On the classification on the animal kingdom. Quarterly journal of micr. sc. Vol. XV. 1875. — id. The anatomy of invertebrated animals. 1877. Uebers. von Spengel. Leipzig, Engelmann 1878. p. 561—765 u. 608—609.

5) Ray-Lankaster l. c. — id. On the invaginate planula on diploblastic phase of Paludina vivipara. Quart. journ. of microsc. Vol. XV. 1875. — id. Notes on the embryology and classification of the animal kingdom: comprising a rivision of speculations relative to the origin aud significance of the germ-lagers. Quart. journ. of micr. sc. Vol. XVII. 1877.

mit der Leibeshöhle ausgeschlossen. Die Zellen sind, wie Pintner selbst hervorhebt, membranlos und fungiren wie eine einzellige Drüse. Wenn nun eine solche Schlussvorrichtung der Trichter wirklich vorhanden ist, wie noch weitere Untersuchungen am lebenden Thiere festzustellen haben, dann dienen diese Zellen dazu, aus der in den Lakunen fliessenden concentrirten Ernährungsflüssigkeit mit Hülfe von Wimpervorrichtungen die Zersetzungsproducte in die Trichter und von da in die Kanäle zu führen, welche als Sammelröhren dieselben in die Hauptstränge zu leiten hätten. Dann hätten Ray-Lankaster und die Vertreter seiner Ansicht Recht, dass nämlich die Lakunen und die eigentlichen Wassergefässe zwei verschiedenen Systemen angehörten. Physiologisch verschieden: denn die Leibeshöhle repräsentirt wie bei den Mollusken vorzugsweise einen hämolymphatischen Gefässapparat; die peripherischen und centralen Wassergefässe sind Excretionsorgane — κατἐξοχην —, ob auch entwicklungsgeschichtlich verschieden, muss einstweilen eine offene Frage bleiben. Dann münden also die Excretionsorgane auch bei den Cestoden in die Leibeshöhle, ein Umstand, den von Ihering [1]) bei den Würmern für eine allgemeine Einrichtung hält.

Im Zusammenhange mit dem Wassergefässsystem betrachte ich jetzt

III. die Kalkconcremente,

welche überall im Körper des Cestoden verbreitet sind, nach der Peripherie aber an Zahl zunehmen.

Nach Virchow [2]) sind dieselben als verkalkte Bindegewebszellen aufzufassen. Nach Stieda [3]) bleibt auf Zusatz von Essigsäure eine Contour an Stelle des früheren Körpers zurück, in der Entstehungsweise schliesst er sich der Virchow'schen Ansicht an. Rindfleisch [4]) giebt zwar über ihre physiologische Bedeutung nichts, berührt aber ihr Verhältniss zur Bindesubstanz.

Er glaubt, „dass organische Gebilde, welche eben diese Form

1) von Ihering, Einiges Neue über Mollusken. Zool. Anz. 1879. Nr. 23. p. 138. Zeile 19, 20—26.

2) Virchow in seinem Arch. Bd. XI.

3) Stieda l. c. p. 180.

4) Rindfleisch l. c. p. 141, 142.

und Grösse haben, vom Centrum aus allmählich ganz und gar verkalken." Je nach dem verschiedenen Grade der Verkalkung und je nach der schwächeren oder stärkeren concentrischen Streifung unterscheidet er vier Species. Vielleicht hat man es in ihnen mit Amyloidsubstanz zu thun; aber bei der Jodprüfung nimmt das ganze Körperparenchym die jodrothe Farbe an, welche thierisches Amyloid kennzeichnet und grade die Kalkkörperchen bleiben ungefärbt.

„Zwischen den grossen kernhaltigen Zellen des Körperparenchyms — sagen Sommer und Landois[1]) — finden sich in regellosen Abständen von einander die sogenannten Kalkkörperchen eingestreut (T. VII, Fig. 1 f.)". Hinsichtlich der Natur treten die genannten Forscher der Ansicht Virchow's bei, dass dieselben als verkalkte Zellen der bindegewebigen Grundsubstanz aufzufassen seien.

Bei Bothriocephalen sollen die Concremente in der subcuticularen Schichte der „spindelförmigen Plasmazellen" fehlen. In der Grösse weichen die Kalkkörperchen nicht wesentlich von den grossen Zellen des bindegewebigen Körperparenchyms ab. Sie bestehen aus zwei Substanzen: dem „Stroma und dem kohlensauren Kalke". Ersteres lässt sich durch Lösen des Calciumcarbonates in verdünnten Säuren isolirt darstellen. Auch der Kalk lässt sich isolirt darstellen, wenn man die Körperchen auf einer Glasplatte ausglüht, wobei das Stroma verbrennt und das Calciumcarbonat zurückbleibt. Nur wenn grössere Mengen von Kalkkörperchen vorhanden sind, tritt auf Säurezusatz ein Aufbrausen durch Freiwerden der Kohlensäure ein; geringe Mengen des Gases aber werden von „der Flüssigkeit des Präparates absorbirt" und zwar im „Entstehungsmoment" (in statu nascente). Eine Verbindung der Kalkconcremente mit dem Gefässsystem konnten Sommer und Landois nicht constatiren, sie betrachten die Kalkgebilde auch nicht als ein Analogon einer Skeletbildung.

Schneider[2]) sagt, „dass die Kalkkörperchen aus der Verkalkung von Zellen oder Kernen hervorgehen, ist unbewiesen und durchaus unwahrscheinlich."

Nach Salensky[3]) liegen die Kalkkörperchen bei Amphilina

1) Sommer und Landois l. c. p. 45.

2) Schneider l. c. p. 76.

3) Salensky l. c. p. 306—308. T. XXIX. Fig. 8kk.

foliacea in dem oberen Theile der Parenchymschicht. Manchmal trifft man zwei Kalkkörperchen verbunden, dann hat jedes einen centralen Kern. Sie enthalten nur wenige Kalksalze, brausen mit Säuren nicht und finden sich in den Bindegewebszellen selbst.

Schiefferdecker[1]) glaubt ebenfalls, dass die Kalkkörper verkalkte Zellen seien und macht besondere Angaben, wie er sich die Verkalkung vorstellt.

Pintner[2]) findet, wie schon Pagenstecher[3]) dass Kalkkörperchen oft in besonderem, von einer hellen Membran umgrenzten Höhlen liegen, dass sie aber mit dem Wassergefässsystem in Zusammenhang zu bringen wären, scheint ihm unwahrscheinlich. Für Solenophorus findet von Roboz[4]) die Kalkkörperchen in der Rindenschicht an Zahl zunehmend — dem stimme ich vollständig bei. An ihren Zusammenhang mit dem Wassergefässsystem zweifelt er.

Diesen Angaben möchte ich für Solenophorus Folgendes hinzufügen:

Die Körperchen sind von verschiedenem Aussehen und von verschiedener Grösse.

Man findet sie oval oder rundlich, meist unregelmässig polygonal, oftmals in die Länge gezogen (Fig. 16, k k). Sie haben ähnlich wie Amylumkörner eine deutliche concentrische Schichtung welche sich um einen mehr oder weniger deutlichen Kern, der bei den langgezogenen Arten in zweifacher Zahl vorhanden sein kann (Fig. 16 k k_1) herumlegt. Manchmal zeigen die Körperchen Interferenzerscheinungen, welche wohl durch die Schichtung bedingt wird. Sie lassen sich mit den meisten Farbstoffen gut tingiren. Ihre Grösse ist sehr verschieden, im Allgemeinen schwankt dieselbe zwischen 0,01323 und 0,0233 mm.

Die chemischen Bestandtheile in diesen Körperchen müssen krystallinisch angeordnet sein, denn einige der grössten Körperchen liefern bei gekreuzten Nicols ein schwarzes Kreuz auf hellem Grunde als Beweis für ihre centralfaserige Structur.

---

1) Schiefferdecker l. c. p. 470—471.

2) Pintner l. c. p. 40.

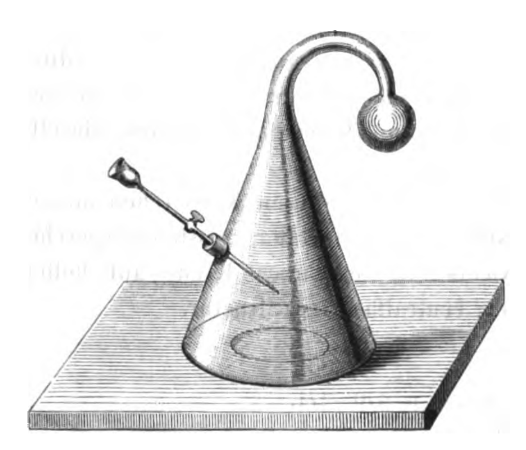
3) Pagenstecher, Zur Naturg. der Cestoden. Zeitschr. f. w. Zool. Bd. XXX. 1878. p. 176.

4) v. Roboz l. c. p. 269.

Was nun ihre chemische Zusammensetzung anbelangt, so nahm man immer an, dass die Körperchen im Wesentlichen aus Calciumcarbonat beständen, für Solenophorus trifft dies zu, das heisst, es wurde auf folgende Weise von mir nachgewiesen.

Zum Nachweis der Kohlensäure nahm ich vierzig $^1/_{15}$ mm dicke Flächenschnitte bei einem Versuch, vier getrennte Proglottiden beim anderen Versuch.

Beide Objecte wurden in die Delle eines breiten Objectträgers gebracht und ein kleiner am Rande gut abgeschliffener und eingefetteter Glastrichter darüber gestülpt. Die Trichterwand besitzt seitlich eine Oeffnung, durch welche mit Hülfe eines luftdicht schliessenden Gummistopfens ein gläsernes mit eingefettetem Hahn versehenes, am Ende ausgezogenes Trichterrohr führt. Der verengte Theil des umgestülpten Trichters ist gebogen und in ein Kügelchen ausgeblasen. Nachdem letzteres mit Kalk- oder Barytwasser zur Hälfte angefüllt ist, manipulirt man bei umgestülpten Trichter in der Weise weiter, dass man durch das Einfüllungsrohr bei geschlossenem Hahn etwas Acid. muriaticum (1:10) eingiesst. Dann wird der Hahn geöffnet und die Flüssigkeit fliesst aus dem pipettenförmigen Ende über die Objecte, dann schliesst man den Hahn wieder. Unter mit blossem Auge, besser mit der Linse wahrnehmbarem Brausen entweicht das Kohlendioxid und alsbald tritt eine deutliche weisse Trübung des Kalkwassers ein. Beistehender Holzschnitt versinnlicht den Apparat.



Man kommt übrigens auch mit weniger Glasbläserkünsten zum Ziel, indem man die umgebogene Trichterverengung direct in ein kleines Gefäss mit Kalkwasser tauchen lässt. Dass der Kohlendioxidgehalt der atmosphärischen Luft nicht in derselben Weise schnell einwirkt, kann man durch Controllversuche zeigen. Um sicher zu sein, dass die Kalkkörperchen selbst es sind, welche Kohlendioxyd bei Säurezusatz entweichen lassen,

verfolgte ich die Gasentwicklung an einer Anzahl isolirter Körperchen unter dem Mikroskope. Dabei will ich gleich bemerken, dass verdünnte Salzsäure und Schwefelsäure die Körperchen nur theilweise, concentrirte Schwefelsäure sie aber ganz auflöst. Ich bin geneigt anzunehmen, dass der in verdünnten Säuren fast unlösliche Bestandtheil organischer Natur ist, ohne dass ich dabei an ein Stroma im Sinne von Sommer und Landois denke. Dann hätten wir in den Kalkkörperchen wohl ein Doppelsalz vor uns, vielleicht Calciumcarbonat — Calciumalbuminat, vielleicht neben dem Calciumcarbonat Verbindungen aus der Harnsäuregruppe, welche ja einige Forscher für andere Cestoden nachgewiesen haben wollen. Dass oft durch die Flüssigkeit des Präparates etwas Kohlendioxyd absorbirt wird, wodurch eine geringere Gasentwicklung eintritt, ist sehr leicht möglich und Sommer's und Landois'[1]) Versuch unter der Luftpumpe spricht dafür. Noch wahrscheinlicher aber ist es, dass sich, wenn mit verdünnten Säuren gearbeitet wird, saures Carbonat bildet, welches nur in Lösungen bekannt ist und bei Einwirkung sehr verdünnter Säuren unzersetzt bleibt.

Auf einen Irrthum Sommer's und Landois' kann ich nicht umhin, hier hinzuweisen. Die genannten Forscher sprechen von einem Status nascens des Kohlendioxyds.

Solcher Ausdruck ist nach unseren heutigen Ansichten über die Constitution der Körper chemisch falsch.

Von einem Status nascendi kann man nur dann reden, wenn es sich um einfache gasförmige Radikale handelt, deren Atome noch nicht zu Molekülen zusammengetreten sind.

Eine scheinbare Rechtfertigung konnte die Ausdrucksweise von Sommer und Landois erfahren, wenn wir uns den stattfindenden Process — obgleich ich nach der Darstellung der genannten Autoren nicht annehmen kann, dass dieselben soweit gedacht haben — folgendermassen vorstellen:

$$O=\overset{(II)}{C}\begin{matrix}\diagup OK \\ \diagdown OK\end{matrix} + \begin{matrix}ClH \\ ClH\end{matrix} = 2KCl + H_2O + CO_2 \nearrow$$

$$\boxed{O=C}\begin{matrix}\diagup O\,K \cdots\cdots ClH \\ \diagdown O\,K \cdots\cdots ClH\end{matrix}$$

Bei beginnendem Processe existirt noch nicht der gesättigte

1) Sommer und Landois l. c. p. 46.

Atomcomplex, i. e. das geschlossene Molekül Kohlendioxyd $Co_2 = O = C = O$, sondern der mit zwei freien Valenzen behaftete, ungesättigte Rest: $O = C \begin{smallmatrix} \nearrow O \rightarrow \\ \searrow \rightarrow \end{smallmatrix}$

Derselbe würde alsdann die Rolle eines einfachen Radikales spielen. Aber selbst wenn diese Verhältnisse wirklich vorhanden wären, so würde der Ausdruck „Status nascens" seiner präcisen Definition gemäss, dennoch precär sein.

Dass nun wirklich Calcium ein Bestandtheil der in Rede stehenden Gebilde ist, habe ich in folgender Weise ermittelt.

Eine Anzahl Schnitte oder ganze Proglottiden wurden mit mässig verdünnter Salzsäure im Reagenzrohr einmal aufgekocht. Etwaiges Calicum musste alsdann als Calciumchlorid in der Flüssigkeit vorhanden sein. Da sich durch das Spectroskop noch $^6/_{100000}$ mg Culciumchlorid nachweisen lassen, so brachte ich einen Tropfen der auf dem Oelbade etwas eingedampften Lösung an die plattgeschlagene Schlinge eines feinen Platindrahtes. In den heissesten Theil einer Bunsen'schen Flamme gebracht verdampft die Flüssigkeit, als Leidenfrost'scher Tropfen, ohne zu kochen. Das Spectroskop zeigt weiter nichts als eine scharfe Natriumlinie; aber in dem Augenblicke, wo der letzte Flüssigkeitsantheil sich in Dampf verwandelt, blitzt im Spectrum momentan aber deutlich die characteristische grüne Linie Caβ, weniger deutlich die orangefarbene Linie Caα auf. Aber es gibt noch einen Nachweis, der nicht weniger empfindlich ist. Ein Tropfen der genannten Lösung wird auf den Objectträger gebracht, mit einem feinen Uhrgläschen als Deckglas bedeckt, und etwas verdünnte Schwefelsäure zugesetzt. Ein zweiter Tropfen wird in derselben Weise mit concentrirter Schwefelsäure vermischt; beide Präparate überlässt man einige Zeit sich selbst[1]). Wenn Calcium vorhanden, so müssen jetzt Gypskrystalle entstehen, die unter dem Mikroskope erkennbar sind. Und in der That, es entstehen in beiden Präparaten die charakteristischen monoklinen Gypskrystalle (Fig. 17).

Bei Drehung zwischen gekreuzten Nicols aber verhalten sich die Krystalle aus verdünnter Lösung anders als die aus concentrirter Lösung. Bei ersteren tritt nämlich Auslöschung parallel den

---

1) Man hüte sich die Krystallbildung durch Wärme beschleunigen zu wollen, die warme Flüssigkeit löst etwa gebildete Krystalle wieder auf.

Kanten ein, letztere dagegen löschen schief aus. Controllversuche mit bekannter Substanz ergaben die Richtigkeit der Beobachtung.

Um sich zu überzeugen, dass Calcium wirklich ein Bestandtheil der Körperchen selbst ist, wiederholt man die mikrokrystallinischen Versuche[1]) an einer Anzahl isolirter Körperchen. Es bedarf wohl kaum der Erwähnung, dass alle zur Verwendung gelangten Reagenzien erst auf ihre chemische Reinheit geprüft wurden. Auf andere Bestandtheile als Calcium und Kohlendioxyd habe ich meine Untersuchungen der Kalkkörperchen bis jetzt nicht ausgedehnt.

Ich trete jetzt näher an die Fragen heran: Wo liegen die Kalkkörperchen und wie entstehen dieselben?

Bei Trematroden hat Claparède[2]) dieselben in beutelförmigen Endästen des Gefässsystems gesehen. Einen Zusammenhang der Kalkkörperchen mit dem Wassergefässsystem haben ferner Leuckart und Pagenstecher[3]) bei einem Echinobothrium gefunden, auch das gleichzeitige Auftreten der Kalkkörper bei der Anlage des Wassergefässsystems im Kopfzapfen (vergl. Leuckart's Parasiten) spricht dafür. Andere und namentlich neuere der erwähnten Forscher stellen nach eigenen Untersuchungen derartiges Verhalten in Abrede, so auch von Roboz[4]) für Solenophorus.

Ich habe im Laufe meiner Untersuchungen die Kalkkörperchen in den Lakunen (Fig. 3, 5, 11 k k), in den Queranastomosen Fig. 9_{18} k k), und in den in die Lakunen übergehenden Abzweigungen (Fig. 11 k k_{I}), sowie in den Geweben, (Fig. 11 k k_{II}, Fig. 2 k k, Fig. 3 k k_{II}) gefunden. Die lakunären Räume dicht unter der Cuticula enthalten oft eine grosse Anzahl derselben, und auf Flächenschnitten durch die Cuticula gelangen die Körperchen häufig mit in den Schnitt (Fig. 10 k k). Im Allgemeinen ist die Menge der Kalkconcremente bei Solenophorus eine viel kleinere als bei anderen, namentlich menschlichen Cestoden.

Die Fig. 18 repräsentirt ein bei 400facher Vergrösserung mit

---

1) Ich fühle mich verpflichtet, an dieser Stelle öffentlich nochmals Herrn Dr. Lehmann in Mülhausen meinen Dank zu sagen für die Freundlichkeit, mit welcher er mir seine Apparate zur Disposition stellte.

2) Claparède, Ueber die Kalkkörperchen der Trematoden und die Gattung der Tetracotyle in Zeitschr. f. w. Zool. Bd. IX. p. 99.

3) Vergl. Leuckart, Parasiten. p. 175.

4) v. Roboz l. c. p. 270.

dem Zeichenapparate angefertigtes Bild einer Queranastomose der Längsstämme. Man sieht die Körper deutlich in dem Lumen des Kanales liegen, eine Täuschung ist nicht möglich.

Ich glaube somit nicht, dass die Kalkkörperchen ursprünglich dem Gewebe angehören und nach Virchow's und Anderer Meinung verkalkte Bindesubstanzzellen sind — ich muss nach meinen Untersuchungen und gelungenen Präparaten entgegen den von Virchow, Sommer und Landois und Anderen ausgesprochenen Ansichten in den Kalkkörperchen vielmehr mit Claparède ein mit dem Gefässsystem in innigster Beziehung stehendes Analogon einer Skeletbildung erblicken, welche dem Organismus zum Schutze gereichen soll.

Und in der That, man findet an denjenigen Körperpartien, welche einerseits am zartesten gebaut, andererseits den Einflüssen der Magen- und Darmausscheidungen am meisten ausgesetzt sind, die zahlreichen Kalkkörperchen geradezu einen Panzer bilden.

Dicht unter der Cuticula sowohl in den Lakunen als auch in der Bindesubstanz und dem Protoplasmamantel, in welche sie von den Lakunen aus eindringen, findet man sie reichlich angehäuft, während sie in der Mittelschicht spärlicher auftreten. Die subcuticularen Lagen der Saugnäpfe, ja überhaupt der ganze Scolex sind so reichlich mit Kalksubstanz versehen, dass dünne Querschnitte sich mit Jodgrün violett färben. indem durch die Kalksubstanz aus dem Farbstoff die Basis in Freiheit gesetzt wird. In den letzten Proglottiden findet man auf dem Querschnitte auch in den Längsgefässen eine körnige Masse (Fig. 19ek, ik), die auf Säurezusatz aufbraust. Diese Masse besteht aus den Resten zertrümmerter Kalkkörperchen, welche durch die Mündung der Wassergefässe aus dem Körper entfernt werden. Der Befund der Concremente in dem Gefässapparate lässt über ihre Entstehung keinen Zweifel aufkommen. Aus der in die Leibeshöhle aufgenommenen Ernährungsflüssigkeit würden mit Hülfe der (Wimper?)-Trichter und der als einzellige Drüsen fungirenden Plasmazellen vor deren Eingang Abscheidungsprocesse vor sich gehen, deren Producte durch die capillaren Zuführungsröhrchen in die Wassergefässlängsstämme gelangen, wo dieselben sich vielleicht unter Verbindung mit Substanzen, welche die grossen im Gallertgewebe, nahe den Gefässen gelegenen, von mir als Drüsen in Anspruch genommenen, Zellen excerniren, in deren Protoplasma man, wie erwähnt, ähnlich wie ich das von

den Zellen des Bojanus'schen Organes beschrieben[1]), feste Concremente findet, zu den fertigen Kalkkörperchen umbilden.

Wenn, wie ich nachwies, auch Calciumcarbonat ein wesentlicher Bestandtheil der in Rede stehenden Gebilde ist, so ist dadurch nicht ausgeschlossen, dass auch stickstoffhaltige organische Verbindungen aus der Harnsäuregruppe darin enthalten sein können, wofür einmal der directe Nachweis bei anderen Cestoden, sodann die Schwerlöslichkeit selbst in concentrirten Säuren spricht, dann repräsentirt das Wassergefäss system der Cestoden, wie diese ja auch längst angenommen wird, eine Niere und ist analog den Segmentalorganen und dem Bojanus'schen Organ, welches in letzter Zeit von Kollmann[2]) selbst als Segmentalorgan betrachtet wird. Ob die genannten Organe auch Homologa sind, kann bei dem augenblicklichen Stande der Entwicklungsgeschichte nicht festgestellt werden.

Es darf uns nicht wundern, wenn wir stickstoffhaltige Zersetzungsproducte zum Aufbau eines Panzers verwendet und überall im Körper abgelagert finden; denn dieselben sind in den Kalkkörperchen als unlösliche Verbindungen enthalten.

Die Concremente welche zur Panzerbildung verwendet werden sollen, gelangen aus den in die Lakunen mündenden Gefässästen in das Lakunensystem, und vertheilen sich so im ganzen Körper, wobei die heftigen Muskelcontractionen Hülfe leisten. Der Ueberschuss an Material wird durch die Hauptstämme abgeführt, wie daraus ersichtlich ist, dass das Ende derselben oft ganz mit Trümmern der Concremente, an denen man manchmal noch die Schichtung wahrnimmt, vollgepfropft ist (Fig. 19).

IV. Muskulatur.

Ich bespreche die Muskeln der Proglottiden und die Muskulatur der Bothridien.

„Entsprechend dem allgemeinen Plane, welcher in der Muskulatur der Cestoden ausgeprägt ist, verlaufen die Muskeln bei Solenophorus in der Proglottis nach drei verschiedenen Richtungen." Dicht unter Cuticula, mit den „elastischen Fasern" derselben eine Netzfigur bildend, verläuft, wie auch von Roboz[3]) angiebt, eine Lage glatter Längsmuskelfasern (Fig. 1, 2 u. 10 slm), wie sie

1) Griesbach, Ueber den Bau des Bojanus'schen Organes etc. Arch. f. Naturg. 1877.

2) Kollmann, Ueber Verbindungen zwischen Coelom u. Nephridium.

3) v. Roboz l. c. p. 271.

zuerst von Stieda[1]) bei Bothriocephalus latus aufgefunden wurde. In jüngeren Gliedern füllen diese Längsmuskeln einen grossen Theil der sogenannten Rindenschicht aus, während sie in älteren Gliedern spärlicher werden. An mit 30% Kalicausticumlösung isolirten subcuticularen Muskelfasern erkennt man ihre langspindelförmige Gestalt. Ihre Länge beträgt dann 0,8123 bis 0,8174 mm, ihre grösste Breite misst 0,014 mm. Weder Essigsäure noch irgend einen der Kerne schön färbenden Anilinfarben haben mir einen Kern gezeigt, auch die in der Längsrichtung verlaufende fibrilläre Streifung, welche von Roboz (a. a. O.) beschreibt und abbildet, ist mir nachzuweisen nicht gelungen. Dichotomische Theilung der Spindelpole wie Sommer und Landois[2]) bei Bothriocephalus, Schiefferdecker[3]) bei Taenia beschreiben[4]), sowie gelegentliche Anastomosen[5]) zwischen den Spindeln sind mir auch zu Gesichte gekommen (Fig. 20).

Die Ringmuskulatur bildet, wenn man von einer Rinden- und Mittelschicht reden will, ungefähr die Grenze zwischen beiden, sie bildet um die Mittelschicht herum einen geschlossenen, 0,05 mm dicken Ring (Fig. 1. 3. 8. 19 rm) „Musculi transversi" im Sinne der Schiefferdecker'schen Beschreibung und Abbildung (Taf. XVI Fig. 1a), „die sich an den schmalen Seiten des Bandwurmgliedes leicht fächerförmig ausbreiten", kann ich bei Solenophorus nicht auffinden. Dagegen findet Schiefferdecker nirgends Ringmuskeln. Endlich gibt es noch solche Muskeln, welche von der dorsalen zur ventralen Fläche des Gliedes, also vertikal zur Körperaxe verlaufen. Diese dorsoventralen Muskelfasern bilden natürlich nicht etwa eine besondere Schicht, sondern ziehen als zerstreute Bündel oder einzelne oftmals sehr feine Fasern von beträchtlicher Länge, bald geradezu senkrecht zur Körperlängsachse, bald mehr oder weniger zu ihr geneigt durch das ganze Körperparenchym (Fig. 1, 3, 9, dvm). Diese Muskeln heften sich, wie schon erwähnt mit einer Art Sehne an die Cuticula (Fig. 1 dvms). Quergestreifte Muskelfasern, sowie die von Pintner beschriebenen Myoblasten finde ich bei Solenophorus nirgends.

1) Stieda l. c. p. 180.

2) Sommer und Landois l. c. p. 43.

3) Schieferdecker l. c. p. 472.

4) Siehe auch Minot an Turbellarien. Arb. d. zool. Institutes. Würzburg Bd. III. p. 447.

5) Vergl. auch Steudener l. c. p. 281.

Die complicirte Einrichtung des Muskelapparates bei Tetrarhynchus ist zum Theil wohl der Rüsselvorrichtung zuzuschreiben. Von einer Nevenendigung in den glatten Muskelfasern, wie von Roboz (l. c. pag. 271) sie beschreibt, konnte ich nichts entdecken. Was die Muskulatur in dem Scolex anbetrifft, so kann ich die Beobachtungen, welche Kahane[1]) an Taenia perfoliata gemacht, für Solenophorus bestätigen. Es gibt auch hier radiär zum Lumen des Saugnapfes verlaufende Muskeln, welche zusammen mit der Ringmuskelschicht, welche das Saugnapflumen umgibt, in einer Ebene verlaufend die bekannte „irisartige" Zeichnung bilden. Die subcuticularen Längsmuskelfasern finden sich im Scolex auch, wie man auf Querschnitten deutlich wahrnimmt. Dagegen kommt eine peripherische Ringmuskelschicht bei Solenophorus nicht vor, auch entdecke ich keine Spur von dem „muskulösen Zapfen" welchen Kahane bei Taenia perfoliata beschreibt und abbildet (Taf. VIII, Fig. 5).

V. Nervensystem.

Bis zu den schönen Untersuchungen Lang's[1]) an Tetrarhynchus und der Erweiterung derselben durch andere Forscher hielt man das Vorkommen eines Nervensystems bei den Cestoden noch nicht mit Sicherheit für erwiesen. Noch im Jahre 1877 wurde von Minot in seinen Studien an Turbellarien und von Halley in seinem 1879 veröffentlichten Werke: Contributions à l'histoire naturelle des Turbellariés ein Nervensystem den Pathelminthen abgesprochen, während Graff der Planaria Limuli (Zool. Anz. 1879) ein solches zuerkennt.

Heute ist die Existenz eines Nervensystems bei den Cestoden ausser allem Zweifel gestellt. Gleichzeitig mit Lang's Untersuchungen erschienen die von Pintner (l. c.), nach denen das Nervensystem von Tetrarhynchus longicollis (l. c. pag. 72 Taf. V, Fig. 15, 10 etc.) aus einer glatten nach hinten spitz zulaufenden

1) Kahane, Anatomie von Taenia perfoliata als Beitrag zur Kenntniss der Cestoden. Zeitschr. f. wissensch. Zool. 1880. Bd. XXXIV. p. 175 sq.

2) Lang, Das Nervensystem der Cestoden im Allgemeinen und dasjenige der Tetrarchynchen im Besonderen in: Mittheilungen aus der zool. Station zu Neapel. Bd. II. H. 3. 1881. — id. Untersuchungen zur vergl. Anat. u. Histologie des Nervensystems der Plathelminthen. ibid. Bd. III. H. 1 u. 2. 1882.

krippenförmigen Masse von Ganglienzellen besteht, die in einer membranösen Hülle mit anliegenden gekernten Muskelfasern eingeschlossen ist. Dorsal und ventral von dieser zwischen den Haftscheiben lagernden Gehirnmasse finden sich je zwei Nervenstämme, von denen sich zunächst in der Höhe des Gehirns die zwei dorsalen untereinander und ebenso die zwei ventralen durch je eine Querkommissur verbinden, worauf sich jederseits die beiden Stämme einer Körperseite verbinden, um sich jedoch sofort wieder in vier Stämme zu trennen; so entsteht ein Nervenring, der die Ganglienmasse umläuft. Die beiden äusseren der vier nun in eine Reihe getretenen Nervenstränge verlaufen zwischen den Wassergefässen im Aussenparenchym bis zum Kopfende, nach rechts und links gleich weit von einander entfernte Querästchen abgebend; die beiden inneren verlaufen im Innenparenchym und theilen sich in vier an die Muskelwalzen des Rüsselapparates herantretende Stämme, die mit räthselhaften, gallertartigen und zelligen Elementen in Verbindung stehen. Zuletzt hat von Roboz (a. a. O.) bei Solenophorus ein Nervensystem gefunden, aber seine Untersuchungen sind nicht erschöpfend. In den folgenden eigenen Beobachtungen möchte ich zunächst das Nervensystem des Scolex, dann das der Strobila betrachten.

Wenn Wagener[1]) im Scolex von Tetrarchynchus ein Ganglion beschreibt — und aus den Untersuchungen Lang's[2]) geht hervor, dass er richtig gesehen hat — wenn van Beneden[3]) an demselben Thier eine ganze Gruppe von Ganglien auffindet, wenn Schneider[4]) im Kopfe von Ligulaarten und Taenia perfoliata eine Nervencommissur erkennt, wenn Blumberg[5]) bei drei Tänien aus dem Darm des Pferdes im Kopfe eine unbestimmte Anzahl von Ganglien, deutlich sichtbar aber zwei Ganglienhaufen existiren lässt, wenn Steudener[6]) bei mehreren Cestoden in der Höhe der

1) Wagner, Enthelm. Diss· inaug. Acta Acad. L. C. l. Bd. XXIV. Suppl. — id. Naturkund. Verhandlingen von de hollandsche Mantschapp d. Weetensch. etc.

2) Lang l. c.

3) J. P. v. Beneden l. c.

4) Schneider l. c.

5) Blumberg, Ein Beitrag zur Anatomie von Taenia plicata, perfoliata, mamillana in: Arch. f. wissenschaftl. u. praktische Thierheilkunde. Bd. III. 1877.

6) Steudener l. c.

Saugnäpfe deutlich eine Nervenanastomose gesehen hat, Zograf[1]) und Kahane[2]) solche Angaben bestätigen und endlich von Roboz[3]) eine 0,045 mm breite Quercommissur bei Solenophorus als Nervencentrum beschreibt und abbildet, so muss ich für Solenophorus folgendes behaupten: Ein Theil des centralen Nervensystems befindet sich in der Mitte des Scolex, in der Scheidewand, welche die beiden Bothridien trennt. Daselbst sieht man auf dem Querschnitte 4 Ganglien, welche mit einander ein Kreuz bilden (Fig. 21, g g_1) aber nicht so, dass alle vier in eine Ebene fielen, sondern zwei, gerade in der Mitte zwischen den Bothridien (Fig. 21 g) liegen tiefer, als die anderen beiden, welche bis fast an die Saugnäpfe gerückt sind (Fig. 21 g_1); die letzteren würden wohl mit den von Blanchard[4]) beschriebenen Saugnapfganglien zu identificiren sein. Von dieser Lagendifferenz der Ganglien überzeugt man sich an geeigneten Querschnitten durch verschiedene Tubuseinstellung. Fig. 21 gibt in halbschematischer Weise eine Ansicht des Nervensystems in einem Querschnitt durch den Scolex. Man sieht die Ganglien auf dem Querschnitt mehr oder weniger rund. Der Durchmesser der median gelegenen Ganglien (Fig. 21 g) beträgt 0,075 mm, der der an den Saugnäpfen liegenden 0,059 mm. Die Ganglien bestehen aus ziemlich grossen, aus feingekörntem Plasma gebildeten uni- und bipolaren Zellen (Fig. 22 u b), (tripolare, wie von Roboz (l. c. pag. 277) zu sehen glaubte, habe ich mit Sicherheit nicht finden können), oft fehlen die Ausläufer ganz und die Zellen erscheinen alsdann gleichmässig rund (Fig. 22 r). Eine von den runden Zellen, denen, wie den übrigen, eine eigene Membran fehlt, besitzt den Durchmesser von 0,012 mm. Der Kern, oft mit deutlichem Kernkörperchen, misst 0,00476 mm und färbt sich mit denjenigen Azofarbstoffen, die überhaupt gute Kernfärbungen geben, sowie mit Jodgrün und Hämotoxylin intensiv und distinct, während das Plasma die Farbstoffe diffus oder gar nicht annimmt. Die Nervenknoten sind von dem umgebenden Gallertgewebe durch eine sehr zarte, das Licht stark brechende, Farbstoffe nur schwer annehmende Hülle umgeben (Fig. 23 g h), an der ich, wie Blumberg (pag. 42) es beschreibt, eine streifige Structur nicht erkennen

---

1) Zograf l. c.

2) Kahane l. c.

3) von Roboz l. c. p. 277.

4) Blanchard, Recherches sur l'organisation des Vers Annales des sciences naturelles. III Série. Tom X. 1848.

konnte, und welche ich wiederum als eine dem Gallertgewebe entstammende structurlose Membran betrachte.

Alle Ganglien sind durch Commissuren verbunden. Die tiefgelegenen 2 Ganglien werden durch eine Commissur verbunden, welche sich achtförmig um dieselben herumschlingt (Fig. 21 a c). Bei Fig. 23 sieht man ein Stück dieser Commissur aus dem Ganglion entspringen. Von jedem dieser tiefliegenden Ganglien verlaufen dann Commissuren (Fig. 21 s c), welche zwischen 0,0124 und 0,0155 mm breit sind, zu den an die Saugnäpfe gerückten zwei Ganglien — ein Stück einer solchen auch bei Fig. 23 i c sichtbar — und diese beiden werden unter sich wieder durch eine mächtige, an der breitesten Stelle 0,1128 mm messende Commissur (Fig. 21 b c, Fig. 24) verbunden, welche sich wie eine Brücke über die 8förmige Verbindung hinüberschlägt. Diese Commissur sowie auch die beiden tiefer gelegenen medianen Ganglien hat schon von Roboz gesehen, der übrige Theil scheint ihm entgangen. Dieses ganze Gangliensystem, sowohl die Nervenknoten als auch die Commissuren bilden bei Solenophorus das schön entwickelte Centralorgan des Scolex. Am deutlichsten sichtbar treten die Ganglienzellen in der breiten brückenartigen Commissur (Fig. 24) hervor, in derselben tritt die Form der einfachen Rundzelle mehr zurück und Zellen mit Fortsätzen, uni- oder bipolar sind häufiger. Eine solche Ganglienzelle misst mit ihrer längsten Axe 0,011 mm. Der deutliche mit einem Kernkörperchen versehene Kern ist 0,0028 mm, der Ausläufer 0,033 mm gross.

Alle 4 Ganglien entsenden peripherische Nervenäste, an welchen ich eine weitere Differenzirung nicht wahrnehmen konnte. Von den tief gelegenen medianen Ganglien verläuft jederseits ein starker Nerv (Fig. 21 n), welcher sich um den betreffenden Saugnapf ringförmig herumzulegen scheint, doch gelang es mir immer nur die Anfänge dieses vermeintlichen Nervenringes zu sehen. Es wäre dieser Ring wohl der durch von Roboz (a. a. O.) beschriebene. Ich glaube aber, dass bald nach dem Ursprung aus den Ganglien, diese Nervenfaser ihre compacte Beschaffenheit verliert, um sich in lauter feine Aeste aufzulösen, welche die Saugnäpfe versehen. Sicher ist ein derartiges Verhalten bei den peripherischen Nerven, welche den höher und seitlich gelegenen Ganglien entspringen (Fig. 21 n_1). Aus ihnen treten nämlich viele Zweige aus, welche mit anfangs gröberen, endlich kaum noch wahrnehmbaren Ver-

zweigungen den ganzen Scolex durchziehen. In diesen peripherischen Theilen habe ich keine Ganglienzellen finden können. Ein sehr übersichtliches Bild von dem gesammten Nervensystem des Scolex erhält man, wenn dünne Schnitte mit Rose bengale oder Azofarbstoffen gefärbt werden. Besondere Nervenendapparate in der Cuticula, wie Blumenberg (l. c. pg. 45) sie gesehen hat, gibt es nach meinen Untersuchungen bei Solenophorus nicht. Schneider und Kahane kommen in ihren Arbeiten auf die Homologisirung des Centralnervensystems der Cestoden mit dem anderer Thiere zu sprechen, Kahane hält es noch für verfrüht, hierüber Vergleiche anzustellen, hält aber die Deutung Schneider's für ganz plausibel. Ich bin weit davon entfernt hier nähere Betrachtungen und Gedanken über derartige Homologisirung zu äussern, möchte mich derselben vielmehr, trotz der geistreichen Hypothese Schneider's, für Solenophorus enthalten. Der zweite Theil des Nervensystems besteht in zwei aus den tiefer gelegenen medianen Ganglien des Scolex entspringenden Längsstämmen, welche nach aussen zu von den Wassergefässen (Fig. 25), also dem Proglottidenrande näher gerückt durch die ganze Strobila verlaufen. Auf dem Querschnitt ist es oft schwer den Seitennerv zu erkennen, denn er hebt sich nur undeutlich von dem umgebenden Gewebe ab. Fig. 25 repräsentirt einen Schnitt, in welchem der Seitennerv s n seinen weitesten Abstand von den Wassergefässen besitzt.

Mit Sicherheit haben zuerst Sommer und Landois[1]) die Nervenstränge der Strobila gesehen, doch glaubten sie es in diesen Gebilden bei Bothriocephalus mit Gefässen zu thun zu haben, auch Sommer[2]) allein beobachtete sie bei T. solium und medioc. und beschrieb sie unter dem Namen plasmatisches Gefässnetz als Circulationsorgan für eine Nutritionsflüssigkeit.

Nitsche[3]) zuerst spricht diesen Gebilden den Gefässcharacter ab, vermuthet in ihnen ein neues bisher übersehenes Organ und

1) Sommer und Landois l. c. p. 12.

2) Sommer, Ueber den Bau und die Entwicklung der Geschlechtsorgane bei Taenia medioc. u. solium. Zeitschr. f. w. Zool. Bd. 34. H. 3.

3) Nitsche: Untersuchungen über den Bau der Taenien. Zeitschrift f. w. Zool. Bd. XXIII.

nennt sie „spongiöse Stränge“. Erst Schneider[1]) zeigt, dass in diesen Strängen ein Theil des Nervensystems zu suchen sei, als welchen man sie seitdem betrachtet. Taschenberg[2]) hat später die Identität der Nerven mit den spongiösen Strängen für die Trematoden erkannt. Der Verlauf dieser Stränge bei Solenophorus ist wie auch von Roboz[3]) bei demselben Cestoden und die übrigen Forscher, welche darüber bei anderen Vertretern Untersuchungen anstellten, beschreiben, ein mehr oder weniger wellenförmiger, was daraus hervorgeht, dass man auf Querschnitten diese Seitenstränge bald den Wassergefässlumina näher, bald weiter von ihnen entfernt liegen sieht, dass sie selbst aber nicht etwa Wassergefässe repräsentiren, wie noch Poirier[4]) glaubte, dessen Irrthum übrigens schon von Moniez[5]) berichtigt wurde, geht daraus hervor, dass man, wie auch schon von Roboz angibt, deutliche Ganglienzellen in ihnen findet. Diese sind meist bipolar und stark spindelförmig in die Länge gezogen. Fig. 26 gibt einen Längsschnitt durch den Seitennerven, bei g die Ganglienzellen.

Schiefferdecker[6]) lässt bei Taenia jederseits drei solcher Nervenstränge durch die Strobila hinziehen, was auch Steudener[7]) für einzelne grössere Taenien behauptet. Anastomosen in den einzelnen Proglottiden finde ich mit Steudener[8]) nicht. Doch konnte ich mich davon überzeugen, dass sie, wie von Roboz angibt, feine Nervenäste entsenden (Fig. 25n a) über deren Ende ich nichts berichten kann. Was nun die histiologische Structur dieser Nervenstränge anbelangt, so stimmen darin meine Beobachtungen mit von Roboz's im Allgemeinen überein. Sie entbehren, wie auch Kahane[9]) von T. perfol. behauptet, einer selbständigen Hülle, be-

---

1) Schneider l. c. p. 34.

2) Taschenberg, Beiträge zur Kenntniss ectoparasitischer, mariner Trematoden. Halle 1879.

3) v. Roboz l. c. p. 278.

4) Poirier: Sur l'appareil excréteur du Solenophorus megalocephalus Compt. rend. 1878. p. 1013 sq.

5) Moniez, Sur quelques points d'organisation du Solenophorus megalocephalus. Bulletin scientif. des Dep. du Nord. 2. Série. p 113 sq.

6) Schiefferdecker l. c. p. 474.

7) Steudener l. c. p. 293.

8) id. l. c. p. 293.

9) Kahane l. c. p. 246.

stehen aus ungemein zarten Fasern und deutlichen, wenn auch in geringerer Zahl als in den Scolex - Ganglien und -Commissuren, vorhandenen Ganglienzellen, auf welche die oben gegebene Beschreibung passt. Von einem besonderen Stützgewebe findet sich bei Solenophorus im Umkreis der Stränge nichts.

Alles das, was Schiefferdecker[1]) als bisher unbekannten peripherischen Theil des Nervensystems in der Strobila von T. solium beschreibt, die Nervenendapparate motorischen und sensiblen Characters etc. finde ich bei Solenophorus nicht, glaube aber, wie schon erwähnt mit Pintner, dass diese Endapparate nichts als die Wassergefässtrichter nebst Zubehör gewesen sind. Aus allen diesen Betrachtungen geht hervor, dass der hier besprochene Cestode ein deutlich entwickeltes Nervensystem mit centralen und peripherischen Abschnitten besitzt. In Anbetracht dessen, dass die seitlichen Nervenstränge Ganglienzellen führen, wie sie in den Ganglien und Commissuren des Scolex auch sich finden, bin ich mit Kahane der Ansicht, auch diese Gebilde dem centralen Abschnitte zuzurechnen und halte die Auslegung derselben als ein noch undifferenzirtes Bauchmark für recht annehmbar.

Ich schliesse meine Untersuchungen vorläufig hier ab. Ueber die Geschlechtsorgane behalte ich mir vor, an dem Reste des noch vorhandenen Materials, wenn ausreichend, ein andermal zu berichten.

Aus vorstehender Arbeit ergibt sich für Solenophorus megalocephalus folgendes:

Résumé.

1) Im Körper existirt nur eine einzige Art von Bindesubstanz und diese ist das Gallertgewebe, in welchem sich miteinander anastomosirende lakunäre Hohlräume befinden.

2) Die Körperorgane sind von structurlosen Membranen, den Abkömmlingen des Gallertgewebes umhüllt.

3) Die sogenannte Cuticula, besser Körperwand oder Grenzmembran ist weder epithelialer noch bindegewebiger Natur, sondern eine Bildung des Gallertgewebes.

4) Die bisher unter dem Namen subcuticulare Zellenlagen

1) Schiefferdecker l. c. p. 477 sq.

beschriebenen Gebilde repräsentiren weder eine Matrix, noch Bindegewebszellen, sondern sind lebendiges Protoplasma und sind, was Beschaffenheit und Function anbelangt, dem Plasmaleibe gewisser Protozoen vergleichbar.

5) Das sogenannte Wassergefässsystem besteht aus zwei stärkeren und zwei schwächeren durch die ganze Strobila verlaufenden Kanälen. Dieselben treten in gleicher Stärke in den Scolex ein und umlaufen, mit häufiger Inselbildung, schlingenförmig die Bothridien. Ring- oder Queranastomosen im Scolex finden sich nicht. Die in der Strobila mit stärkerem Lumen ausgestatteten Längskanäle besitzen in jeder Proglottide Queranastomosen, sowie Abzweigungen, welche in das Lakunensystem des Gallertgewebes übergehen.

Die schwächeren Längskanäle der Strobila enden nicht blind, münden auch nicht in die stärkeren Kanäle ein. Eine allmähliche Bildung eines Porus excretorius findet nicht Statt. Ein oberflächliches Gefässsystem im Sinne der Autoren existirt nicht.

6) Der für die Körperbeschaffenheit gebrauchte Ausdruck „parenchymatös“ ist, mit Rücksicht auf die im ganzen Leibe sich findenden Lakunen, unpassend.

7) Das Lakunensystem repräsentirt die Leibeshöhle.

8) In dieser Leibeshöhle, nach der Körperperipherie an Häufigkeit zunehmend, liegen trichterartige Gebilde, als Anfang des sogenannten Wassergefässsystems.

9) Das in den Gefässen enthaltene Liquidum fliesst von den Trichtern aus centripetal, durch feine, Capillaren ähnliche, überall gleich weite, vielfach mit einander communicirende Röhrchen, welche meist deltaförmig in die Längskanäle der Strobila und in die Schlingen des Scolex einmünden.

10) Im ganzen Körper finden sich, demselben gewissermaassen als Panzer dienend, zum Theil aus Calciumcarbonat bestehende Concremente; dieselben sind nicht verkalkte Zellen, sondern werden, vielleicht mit Hülfe besonderer einzelliger Drüsen, in dem Wassergefässsystem gebildet. Zugleich besitzt das Wassergefässsystem noch die Function eines Harnapparates.

10) Die Muskulatur besteht im Wesentlichen aus Längs-, Ring- und dorsoventralen Muskeln.

11) Ein Nervensystem ist vorhanden, dasselbe besteht im Scolex aus vier Ganglien, welche durch Commissuren verbunden

sind, und peripherische Nerven an die Bothridien abgeben. Durch die ganze Strobila ziehen nach aussen zu von den Wassergefässen zwei Nervenstränge, an welchen Commissuren nicht zur Beobachtung gelangten.

Basel, März 1883.

Eklärung der Tafeln XXI, XII und XXIII.

Fig. 1. Theil eines mit dem Mikrotom angefertigten $^1/_{45}$ mm dicken Querschnittes durch eine Proglottide aus der Mitte der Strobila. Tinction mit Rose bengale und Jodgrün. Aufhellung mit Anisöl. Balsameinschluss Engelbert und Hensoldt Syst. 5. (Imm.) Oc. I.
m = sogenannte Cuticula.
m_1 = Schicht „elastischer" Fasern.
zm = Ansatz der dorso-ventralen Muskeln beim Schnitt zerfasert.
dvms = Sehnen der dorso-ventralen Muskeln.
dvm = dorso-ventrale Muskeln.
rm = Ringmuskelschicht, im Schnitt schief getroffen.
slm = subcuticulare Längsmuskeln.
ggw = Gallertgewebe.
pm = Protoplasmamantel.
pmk = Kerne desselben.
k = isolirte Kerne im Gallertgewebe.
k_1 = Kerne mit spärlicher Plasmazone daselbst.
l = Lacunen.
dst = Dotterstock.

Fig. 2. Schnitt wie Fig. 1. Osmiumsäure, Anisöl, Balsameinschluss. Hartnack: Homogene Imm. Nr. 2. Ocul. 3 Ausgezogener Tubus. Künstliche Beleuchtung. Abbé'scher Condensor.
kk = Kalkkörperchen.
Die übrige Bezeichnung wie Fig. 1.

Fig. 3. Querschnitt durch eine Proglottide in der Mitte der Strobila. Engelbert und Hensoldt Syst. 5. Imm. Oc. 1.
at = abgebrochener Trichter.
t = Trichter.
tk = Kerne der vor dem Trichter gelagerten Zellen.
cgf = Capillargefässe der Trichter.

Δ = deltaförmige Einmündung derselben in das starke Längsgefäss ik.
stml = structurlose Membran.
spz — Spindelzellen.
gfb = Gallertfibrillen.
dz = Drüsenzelle mit Concrementen.
kk,, = Kalkkörperchen des Gallertgewebes.
Die übrige Bezeichnung wie vorher.

Fig. 4. Häutung der Cuticula. Querschnitt. Engelbert und Hensoldt Syst. 2. Oc. 3.
f = abgestossene Schüppchen.
Die übrige Bezeichnung wie vorher.

Fig. 5. Lakunen und Trichter nebst Zubehör aus einem Querschnitt. Engelbert und Hensoldt Syst. 5. Imm. Oc. 3.
kpt = Ueberrest der vor dem Trichter gelagerten Plasmazelle.
p = Wimperplatte (?) im Hohlraume des Trichters.
tk, = Kern aus der dem Trichter vorgelagerten Plasmazelle allein in der Lacune zurückgeblieben.
Die übrige Bezeichnung wie früher.

Fig. 6. Theile des Gallertgewebes. Engelbert und Hensoldt Syst. 5. Imm. Oc. 3.
a = Spindelzellen.
b = Gallertfibrillen.
dz = Concremente führende Drüsenzellen.

Fig. 7. Querschnitt durch die sogenannte Cuticula. Engelbert und Hensoldt Syst. 5. Imm. Oc. 3.
pk = Porenkanäle.
ca = Borsten und Haare der Cuticula.
pg = Pigment im Gallertgewebe.
Die übrige Bezeichnung wie vorher.

Fig. 8. Querschnitt durch eine Proglottide ungefähr in der Mitte der Strobila. Tinction mit Jodgrün. Engelbert und Hensoldt Syst. 0. Oc. 2.
df = dorsale Fläche.
vf = ventrale Fläche.
ek = äusserer Wassergefässlängskanal.
ik = innerer Wassergefässlängskanal.
Die übrige Bezeichnung wie vorher.

Fig. 9. Querschnitt durch den hinteren Abschnitt einer Proglottide ungefähr aus der Mitte der Strobila. Tinction mit Crocein (Friedrich Bayer & Co., Anilinfarbenfabrik, Elberfeld[1]). Secretan (Paris). Syst 1. Oc. 2. eingeschobener Tubus.

---

1) Vergl. auch Griesbach, Die Azofarbstoffe als Tinctionsmittel für menschliche und thierische Gewebe Dieses Archiv Bd. XXII.

Fig. 9a. Quercommissur zwischen den inneren Längsgefässen.
ia = Inselbildender Ast.

Fig. 10. Flächenschnitt durch die sogenannte Cuticula. Tinction mit Jodgrün. Engelbert und Hensoldt Syst. 5. Imm. Oc. 2.
ef = „elastische" Fasern der Cuticula.
Die übrige Bezeichnung wie vorher.

Fig. 11. Querschnitt durch den hinteren Abschnitt einer Proglottide aus der Mitte der Strobila. Engelbert und Hensoldt Syst. 4. Oc. 1.
la = in das Lacunensystem übergehender Ast des inneren Längskanales.
Die übrige Bezeichnung wie vorher.

Fig. 12. Querschnitt durch den Halsabschnitt, um die gleich starken Wassergefässe zu zeigen. Engelbert und Hensoldt Syst. 2. Oc. 0.

Fig. 13. Scolex, defectes Präparat. Wassergefässschlingen mit Berliner Blau injicirt. Engelbert und Hensoldt Syst. 0. Oc. 1. Bezeichnung siehe im Texte.

Fig. 14. Querschnitt durch den Scolex. Engelbert und Hensoldt Syst. 4 Oc. 0.
gf = durchschnittene Gefässpartien.

Fig. 15. Querschnitt durch den äusseren Längskanal aus einer Proglottide nahe dem Ende der Strobila. Engelbert und Hensoldt Syst. 5 Imm. Oc. 1. Bezeichnung wie vorher.

Fig. 16. Verschiedene Formen von Kalkkörperchen. Engelbert und Hensoldt Syst. 4. Oc. 1.

Fig. 17. Gypskrystalle.

Fig. 18. Querschnitt durch ein Stück einer Queranastomose aus einer Proglottide nahe dem Ende der Strobila. Engelbert und Hensoldt Syst. 4. Oc. 0. Mit Zeichenapparat angefertigt. Bezeichnung wie vorher.

Fig. 19. Querschnitt durch eine Proglottide ganz am Ende der Strobila. Engelbert und Hensoldt. Syst. 2. Oc. 2. Die Längskanäle sind mit Trümmern von Kalkkörperchen angefüllt. Die Bezeichnung wie vorher.

Fig. 20. Isolirte subcuticulare Längsmuskelfasern. Engelbert und Hensoldt Syst. 5. Imm. Oc. 1.

Fig. 21. Querschnitt durch den Scolex. Tinction mit Rose bengale. Engelbert und Hensoldt Syst. 4. Oc. 2, aber halbschematisch.
g = median gelegene Ganglien.
$g_{,}$ = Saugnapfganglien.
ac = achtförmige Commissur.
sc = Seitencommissuren.
bc = Brückencommissur.
n = Nervenast aus den medianen Ganglien.
$n_{,}$ = Nerven aus den Saugnapfganglien.

Fig. 22. Ganglienzellen. Kerntinction mit Hämatoxylin und Jodgrün. Engelbert und Hensoldt Syst. V. Imm. Oc. 2.
n = unipolare
r = runde
b = bipolare } Zellen.

Fig. 23. Theil eines mit dem Mikrotom aus dem Scolex entnommenen Querschnittes. Engelbert und Hensoldt. Syst. 5. Imm. Oc. 2.
gh = Ganglionhülle.
Die übrige Bezeichnung wie vorher.

Fig. 24. Brückencommissur. Engelbert und Hensoldt Syst. 5. Imm. Oc. 2.

Fig. 25. Querschnitt durch den hinteren Abschnitt einer Proglottide aus der Mitte der Strobila. Engelbert und Hensoldt Syst. 4. Oc. 2.
sn = Seitennerv.
Die übrige Bezeichnung wie vorher.

Fig. 26. Längsschnitt durch den Seitennerven.
g = Ganglienzelle.
na = ausgetretener Nervenast.

(Aus dem anatomischen Institute zu Breslau.)

Die Plattenmodellirmethode

von

Dr. G. Born.

Als ich im Jahr 1876 die Entwicklung der Nasenhöhle und des Thränennasengangs der Amphibien an Schnittserien studirte, machte mir die Schwierigkeit, die complicirten Schnittfiguren der Organe der Ethmoidalgegend im Kopfe wieder zu einem richtigen, plastischen Bilde zusammenzusetzen so sehr zu schaffen, dass ich auf die Idee kam, diese Reconstruction, die die Phantasie nach Maass und Zahl nur sehr unvollkommen zu leisten vermochte, objectiv mittelst Zusammenlegen in Fläche und Dicke gleichmässig vergrösserter Wachsplatten herzustellen.

Die nothwendigste Voraussetzung für einen solchen Versuch, nämlich eine annähernd constante Dicke der serienmässig angefertigten Schnitte, war damals für mich schon gegeben, da ich gelernt hatte das Long'sche Schlittenmikrotom und die Kleinenberg'sche Spermaceticeinschmelzung für meine Zwecke zu verwenden; eine Schwierigkeit blieb noch die Herstellung planparalleler Wachsplatten von bestimmter gleichmässiger Dicke. Doch auch die Lösung dieser Aufgabe gelang, indem ich die aus dem specifischen Gewichte und dem Volumen der gewünschten Wachsplatte berechnete Wachsmenge im geschmolzenen Zustande auf heisses Wasser in ein viereckiges Blechgefäss goss, dessen Wände denselben Flächenraum, wie die Wachsplatte, umspannten.

Nach der hiererst kurz angedeuteten Methode habe ich bei einer ganzen Reihe entwicklungsgeschichtlicher Arbeiten plastische Modelle der in Schnittserien zerlegten Objecte angefertigt und einzelne davon auch auf den Tafeln meiner Arbeiten abbilden lassen [1]).

Mein Verfahren hat dann in einer von G. Swirski in Dorpat gearbeiteten Dissertation [2]) Nachahmung gefunden; noch mehr aber in einer ganzen Reihe von Arbeiten meines Freundes und Collegen Ph. Stöhr in Würzburg [3]), den grosse technische Geschicklichkeit und Feinheit ganz besonders zu derartigen Leistungen befähigen. Stöhr hat dann in neuester Zeit von Herrn Ziegler in Freiburg i. Br. Nachbildungen seiner Modelle des Primordialschädels der

---

1) Die erste Beschreibung des Verfahrens ist zu lesen: Morphol. Jahrb. Bd. II. 1876 „Ueber die Nasenhöhlen und den Thränennasengang der Amphibien" p. 578—80. Abbildungen von Modellen finden sich in „Die Nasenhöhlen und der Thränennasengang der amioten Wirbelthiere. I. Morphol. Jahrb. Bd. V. — dito III. Morphol. Jahrb. Bd. VIII. — Ueber die Derivate der embryonalen Schlundbogen und Schlundspalten bei Säugethieren, Archiv f. mikroskop. Anat. Bd. XXII. Heft 2.

2) Untersuchungen über die Entwicklung des Schultergürtels und des Skelets der Brustflosse des Hechts. Dorpat 1880.

3) Ph. Stöhr, „Zur Entwicklungsgeschichte des Urodelenschädels", Zeitschr. f. wissensch. Zool. Bd. XXXIII. — „Zur Entwicklungsgeschichte des Anurenschädels", Zeitschr. f. wissenschaftl. Zool. Bd. XXXVI. — „Zur Entwicklungsgeschichte des Kopfskelets der Teleostier". Festschr. d. medic. Facultät zu Würzburg. 1882. Bd. II. — Prospectus über die von Dr. Ad. Ziegler in Freiburg i. B. angefertigten Unterrichtsmodelle, die Bildung des Primordialschädels erläuternd. 1882.

Amphibien und Fische herstellen und in den Handel bringen lassen. Allerjüngst hat Herr Dr. Uskow, den ich hier in Breslau zuerst in die Entwicklungsgeschichte und in die entwicklungsgeschichtliche Technik eingeführt habe, die Methode benutzt, wie aus folgenden Angaben seiner Arbeit „Ueber die Entwicklung des Zwerchfelles, des Pericardiums und des Coeloms“ aus dem anatomischen Institute zu Strassburg [1]) hervorgeht: „Um eine klare Vorstellung von der Configuration der besprochenen Gegend zu erhalten, haben wir nach mikroskopischen Präparaten ein Wachsmodell hergestellt“.

Dazu die Anm.: „Mit Hülfe der Camera lucida wurden (ähnlich wie es, glaube ich, zuerst von Born vorgeschlagen ist) Zeichnungen auf Wachsplatten gemacht, die Spalten und Lücken ausgeschnitten, die äusseren Contouren beschnitten, die den successiven Schnitten entsprechenden Wachsplatten in derselben Reihenfolge aufeinander gelegt und zusammengeklebt. Auf diese Weise wurde der grösste Theil der unten zu beschreibenden Entwicklungsstadien getreu nach den Präparaten reproducirt.“

Es ist nun, wie auch His [2]) wieder und wieder hervorhebt, bei entwicklungsgeschichtlichen Arbeiten absolut nothwendig, sich „über die blosse Schnittbetrachtung zu einer plastischen Synthese des zerlegten Gebildes zu erheben“ und „die zahlreichen Flächenbilder, welche die einzelnen Schnitte gewähren, wieder umzusetzen in einfachere Anschauungen körperlicher Art.“ His selbst erreicht dieses Ziel bekanntlich dadurch, dass er jeden einzelnen Querschnitt in bestimmter Vergrösserung zeichnet und nach den Maassen dieser Figuren und nach der bekannten Schnittdicke mit Hülfe der vor dem Schneiden vom unversehrten Object abgenommenen Bilder Frontal- und Sagittal-Schnitte und Ansichten nach leicht verständlichen Regeln construirt und aufzeichnet. Nach diesen auf gleiches Maass reducirten verschiedenen Ansichten des Objects wird dann eine freie Nachbildung in Wachs oder Thon ausgeführt. So sind die Orginale der für jeden Unterricht in der Entwicklungsgeschichte unentbehrlichen Modelle von His über die Entwicklung des Hühnchens, die Ziegler in Freiburg liefert, entstanden; ich brauche daher kein Wort darüber zu verlieren, dass auf diesem Wege Ausgezeichnetes erreichbar ist. Nur ist die für diesen Weg unerlässliche, hohe künstlerische Begabung und Fertigkeit nicht Jedermanns Sache, es scheint mir daher, dass meine

1) Arch. f. mikr. Anat. Bd. XXII. H. 1. p. 157.

2) Anatomie menschlicher Embryonen I. Leipzig 1880. p. 7.

Methode, die ohne jeden Anspruch an besondere Fertigkeiten bei rein mechanischer Handhabung richtige plastische Reconstructionen liefert, etwas häufiger Anwendung verdient, als ihr bisher zu Theil geworden ist. Da ich seit der ersten Veröffentlichung der Methode in der Einleitung einer Specialarbeit[1]) dieselbe immer weiter ausgebildet habe, die Schnittserientechnik selbst aber inzwischen mannichfache, der Ausführung der Modelle günstige Verbesserungen erfahren hat, scheint es mir an der Zeit, das Verfahren, wie ich es jetzt übe, mit allen nothwendigen Vorbereitungen einmal in extenso darzustellen; vielleicht erreiche ich damit, dass es häufiger in Gebrauch kommt; — die Nützlichkeit desselben wird sich dann ohne Weiteres ergeben. Ich werde im Folgenden auch auf die einleitenden Manipulationen des Einschmelzens, Schneidens, Auflegens u. s. f. wie ich dieselben als zweckmässig für die Erfordernisse des Modellirens ausgearbeitet habe, etwas genauer eingehen, ohne damit ausschliessen zu wollen, dass dasselbe Ziel auch auf anderem Wege, als auf den von mir angegebenen, erreichbar ist.

Vorbereitende Manipulationen.

Für viele Objecte erweist es sich als zweckmässig, bevor man dieselben in Schnitte zerlegt, erst eine in bestimmter Vergrösserung gehaltene Umrisszeichnung aufzunehmen, die dann beim Modelliren als Controlle mannigfach benützt werden kann. In meiner letzten Arbeit dienten die Profilzeichnungen der Köpfe der Embryonen dazu, die Verschiebung in dorsoventraler Richtung, die die Wachsplatten beim Aufeinanderlegen zu erleiden hatten, abzumessen. His[2]) benützt zum Zeichnen eine besondere Apparatenzusammenstellung; da ich eine solche nicht besitze, muss ich mich mit dem Mikroscope behelfen; für stärkere Vergrösserungen, 60, 80, 100fach, wie sie beim Modelliren häufig gebraucht werden, reicht die Combination von His übrigens sowieso nicht aus. Mit einer Reihe Objectiven von Schiek 00 an aufwärts, einigen verschieden hohen Unterlagen und der Oberhäuser'schen Camera lucida oder dem

1) Siehe Anm. 1 p. 585.

2) Anatomie menschlicher Embryonen I. Leipzig 1880. p. 8 u. folg.

Bruel'schen Zeichenapparate lassen sich die häufigsten Vergrösserungen leicht zusammenstellen, namentlich wenn man den Tubus des Mikroskops je nach Bedürfniss verschieden weit zusammenschiebt oder auszieht. Ich messe mir die Grösse des Auszugs des Tubus, die für irgend eine Vergrösserung erforderlich ist, ein für allemal ab, schneide einen etwa 3—5 mm breiten Streifen Blech von entsprechender Länge ab und klemme denselben zwischen den vorspringenden Rand der unteren Tubushälfte und den oberen Ring der oberen Tubushälfte fest ein; damit ist die erforderliche Grösse des Auszugs dauernd fixirt. Der Blechstreifen kann jeden Augenblick entfernt und mit Leichtigkeit durch einen neuen ersetzt werden. Will man das Bild des ganzen Objectes als Controlle beim Modelliren benutzen, so ist zweckmässig dasselbe auf dieselbe Vergrösserung umzuzeichnen, in der man modellirt, und die Schnittgrenzen, wie dies His vorschreibt, auf dem Bilde in parallelen Linien aufzutragen. His sucht die Schnittrichtung nachträglich zu bestimmen, indem er besonders markante Punkte des Oberflächenbildes in den Schnitten aufsucht und nach der Zahl der Schnitte, die zwischen zwei solche fallen, und nach der bekannten Schnittdicke die Lage der Linien construirt. Ich schneide immer in einer zu irgend einer Axe des Objects von vorn herein fixirten Richtung; — wie dies geschieht, ist weiter unten nachzulesen — ich kann die Schnittlinien daher auch ohne Weiteres in das Oberflächenbild eintragen. Wählt man die Plattendicke beim Modelliren, was sich mitunter empfiehlt, nicht in Bruchtheilen von Millimetern, sondern in ganzen Millimetern, so kann man eine Durchzeichnung des Umrisses des Objects auf Oelpapier auf käufliches Millimeterpapier in der bestimmten Richtung aufkleben und erspart sich so das immerhin mühsame Ausmessen und Aufzeichnen der Schnittgrenzen.

Wenn man Objecte in Schnittserien von gleichmässiger bestimmter Dicke zerlegen will, müssen dieselben natürlich vorher zweckentsprechend gehärtet und gefärbt sein. Ich brauche hier auf die üblichen Methoden nicht weiter einzugehen, erwähnen will ich nur, dass bekanntlich zum Stückfärben keineswegs alle Methoden, die für das Schnittfärben gutes leisten, anwendbar sind.

Es möchte sich empfehlen anstatt des schlechten Ausdrucks „Im Ganzen Färben" die Bezeichnung „Stückfärben und Stückfärbung" als Gegensatz zu „Schnittfärben und Schnittfärbung" festzuhalten. Als brauchbare Combinationen kenne ich aus eigener Erfahrung: Chromsäurebehandlung, Boraxcarmin oder

saures Hämatoxylin nach Ehrlich; — Pikrinsäurebehandlung, gewöhnliche ammoniak. starke Carminlösung oder dasselbe Hämatoxylin; — Müller'sche Flüssigkeit — oder Alkoholbehandlung, Cochenilleabkochung; — Salpetersäurebehandlung, alkalische Methylvioletlösung u. dergl. mehr.

Zum Einbetten benutze ich ausschliesslich Paraffingemische oder die mit etwas Wachs versetzte Wallrathrizinusölmasse von Kleinenberg, ohne dass ich damit leugnen will, dass man mit Eiweiss- oder Celloidineinschluss nicht auch zum Ziele kommen könnte. Ja es scheint für den ersten Augenblick, als ob die letztgenannten Methoden den grossen Vorzug besässen, dass die Schnitttheile von der Einschlussmasse, die mit auf den Objectträger kommt, festgehalten viel weniger leicht der Gefahr einer Verzerrung oder Verschiebung ausgesetzt sind; aber einerseits leistet eine gute Paraffin- oder Wallrathmasse, wenn man mit trockenem Messer schneidet dasselbe; der Schnitt sammt dem umgebenden Plättchen der Masse wird auf den Objectträger aufgelegt und auf diesem sogleich, wie unten näher auszuführen, dauernd fixirt, — andererseits gewährt meine Einsschlussmasse, wenn man ihre Plasticität, wie ich vorschlage, zweckmässig ausnützt, eine Leichtigkeit und Sicherheit in der Orientirung des zu schneidenden Objects, wie dies kein anderes Verfahren zu gewähren vermag. Vor dem Einschmelzen lege ich die Stücke je nach der Grösse längere oder kürzere Zeit in Bergamottöl ein, bis sie von demselben vollkommen durchdrungen sind, — neuerdings wird dafür auch Chloroform empfohlen, — und bringe sie dann in die geschmolzene Masse, die auf einem Wasserbade oder noch besser in einem mit Wasser heitzbaren Trockenschränkchen grade flüssig gehalten wird. Der Schmelzpunkt der Masse soll 60° Celsius nicht übersteigen. In der flüssigen Masse bleibt das Object ½ Stunde bis einen Tag je nach seiner Grösse.

Selbst in den neuesten Publicationen lese ich, dass man allgemein das Präparat in einer Form, so gut es geht, innerhalb der flüssigen Masse in der gewünschten Stellung zu fixiren sucht und nach dem Erkalten den ganzen Block, der das Präparat enthält, in die Zwinge des Mikrotoms einspannt. Es ist klar, dass selbst bei der grössten Sorgfalt bei solchem Vorgehen eine genaue und sichere Orientirung des Präparates nur selten gelingt, zum mindesten äusserst schwierig und umständlich ist. Es scheint mir aber grade der grösste Vorzug von Paraffin und ähnlichen Massen zu sein, dass sie nach einem Verfahren, das ich schon seit Jahren übe,

ein, ich möchte sagen, mathematisch genaue Orientirung des Präparates erlauben. Ich schmelze das Präparat nicht in eine Form ein, sondern nehme es, wenn ės von der Masse durchdrungen ist, heraus. Bei allen Stücken, die eine genügende Dicke besitzen, geschieht dies mit einem vorher erhitzten Spatel; von diesem streife ich das Object mit möglichst wenig Masse auf meine Fingerspitze ab und lasse es auf dieser erkalten. Das festgewordene Stück wird mit einigen Bewegungen vorsichtig von der Fingerspitze abgehoben und kann so in irgend einem Kästchen in Watte beliebig lange bis zum weiteren Gebrauche aufgehoben werden. Handelt es sich um vorzugsweise flächenhaft ausgebreitete, dünne Objecte wie z. B. Hühnerkeimscheiben der ersten Tage, so ist ein etwas anderes Vorgehen nothwendig. Man erhitzt ein genügend breites, ganz ebenes Blechspatel oder noch besser das eine Ende eines englischen Objectträgers, taucht es in die flüssige Masse, schiebt mit der erhitzten Nadel das Präparat darauf und hebt es heraus. Nach dem Erkalten kratzt man von der freien Seite des Spatels oder Objectträgers die Masse ab, erwärmt dieselbe einen Augenblick an der Flamme, so dass die der andern Seite des Glases oder Spatels zunächst anhaftende Massenschicht grade flüssig wird und schiebt die dadurch frei gewordenen aber noch feste Platte rasch auf die Fingerspitze ab. Von dieser nach dem vollkommenen Erkalten entfernt lassen sich solche Platten mit Keimscheiben und dergleichen vortrefflich conserviren und man erkennt an denselben durch die dünne Deckschicht von Masse hindurch nicht nur die Lage des Embryos, sondern noch eine ganze Anzahl feinerer Einzelheiten. Die ganze Manipulation ist in wenigen Augenblicken ausgeführt. Will man das Präparat mikrotomiren, so spanne man zuerst das Messer ein für allemal in der Stellung fest ein, die es beim Schneiden einnehmen soll.

Diese Stellung wird, wie allbekannt, für so harte Massen. wie Paraffin-Wachs- oder Wallrathricinusölgemische stets eine zur Führungslinie des Messerschlittens annähernd senkrechte sein, während man noch für Objecte von der Resistenz gut gehärteter Leber das Messer bekanntlich so steil stellt, dass möglichst die ganze Klinge beim Schneiden ausgenützt wird. In unserem Falle kommt natürlich nur ein kleiner Theil der Klinge zur Geltung. Die von Dr. Long (Breslau) angegebenen Messer, die zum Griff so gewendet sind, dass vom ganzen Messer nur die untere Fläche des schneidenden Keils sich in der Schnittebene bewegt, dass also nicht, wie bei gewöhnlichen Messern, die untere Hälfte der Klinge über das Präparat hinweggedrückt wird, sind jetzt

wohl in der ganzen Welt bekannt und bedürfen kaum mehr einer besonderen Empfehlung.

Dann erhebe man einen in die Präparatzwinge fest eingeklemmten Block der Masse so hoch, wie es das Instrument erlaubt und schneide auf demselben eine Ebene ab; so weiss man, dass, wenn man auf diese Ebene das Präparat aufschmilzt, das Messer immer nur dieser ersten Ebene parallele Schnitte abheben wird. Es gilt also dann nur das Präparat zu der Schnittebene richtig zu orientiren. Dies geschieht bei grösseren, einfach gebauten Objecten, bei denen es auf eine absolut genaue Einstellung nicht ankommt, sehr einfach dadurch, dass man in die Mitte der Ebene auf dem Block eine Grube von entsprechender Grösse macht, in diese das harte Präparat nach dem Augenmass richtig einsetzt und dann dasselbe mit Hülfe eines gestielten, gebogenen Drahtes zuerst mit einem Tröpfchen flüssiger Masse befestigt und dann allmählich (mit dem erhitzten Spatel) so mit Tropfen der Masse einhüllt, dass das Präparat in einem Kegel der erstarrenden Masse verschwindet. Für dünnere, kleinere und complicirte Objecte, sowie für Fälle, bei denen eine, wie ich oben sagte, beinahe mathematisch genaue Einstellung erforderlich ist, — empfehle ich die Benutzung kleiner Hülfsinstrumente, die man sich bei jedem Mechaniker für einen geringen Preis herstellen lassen kann. Es sind dies zwei kleine, gleichgrosse Quadrate von planparallelem Messingblech, die an einer Seite in einem scharfen, genauen rechten Flächenwinkel mit einander verbunden sind (dieselben werden aus einem Stück gebogen). Ich benütze drei solcher Flächenwinkel, bei denen die Seiten der Quadrate je 6, 8, 10 m messen. Auf die Aussenseite jedes Quadrats sind in gleichen Abständen drei dem einen Seitenpaar und senkrecht darüber hinweg drei dem andern Seitenpaar paralle Linien schwarz eingravirt. Diese Flächenwinkel lassen sich sehr verschiedenartig benützen. Das einfachste, in vielen Fällen genügende Verfahren ist Folgendes: Man stellt den Flächenwinkel auf der Schnittebene des Blockes auf und lehnt das Präparat so an denselben an, dass die senkrecht zu treffende Axe einer der senkrechten schwarzen Linien parallel ist und tropft es dann fest. Will das Präparat schlecht stehen, so mache man vor dem Flächenwinkel eine entsprechende Grube und dergleichen. Noch bessere Einstellung erreicht man folgendermassen: Man lege den Flächenwinkel auf die Kante eines Klötzchens und bringe das

Präparat auf der nun horizontal vorliegenden äusseren Seite des einen Quadrates in die richtige Stellung (mit Hülfe der schwarzen Linien) und befestige es in dieser an dem Quadrat mit einem minimalen Tröpfchen der Masse. Nun stelle man den Flächenwinkel sammt dem anhängenden Präparate auf der Schnittebene des Blockes richtig ein und umgiesse das Präparat mit Ausnahme der dem Quadrat zugewendeten Seite reichlich mit Masse. Nachdem diese erkaltet ist, genügt fast immer eine geringe Bewegung des Flächenwinkels, um die Verbindung mit dem Präparate zu lösen, das nun in der gewünschten Stellung auf dem Blocke fest bleibt und mit Leichtigkeit vollends umgossen werden kann. Wem das Erstarren zu lange dauert, braucht nur einen Pinsel mit absolutem Alkohol über dem Kegel der Masse auszudrücken und denselben anzublasen. Sollte sich einmal die Verbindung des Präparates mit der quadratischen Platte nicht ohne Weiteres lösen lassen, so erwärme man die abgewandte Seite der letzteren mit einem in Spiritus getauchten und mit der Pincette gehaltenen, angezündeten Wattepröpfchen, und die Lösung tritt sogleich ein. — Eine Reihe von anderen Modificationen, in denen man diese Flächenwinkel gebrauchen kann, ergeben sich in praxi so leicht, dass ich dieselben nicht erst auseinanderzusetzen nöthig habe.

Gleichmässig dünne Schnitte (bis zu $^1/_{50}$ m und darunter) geben wohl alle modernen Mikrotome; ich kenne aus eigener Erfahrung die Instrumente von Long (Breslau) und Schanze (Leipzig) als brauchbar. Will man modelliren, so sind Schnitte von $^1/_{25}$ bis $^1/_{50}$ m Dicke am meisten zu empfehlen; an dickeren sieht man nicht genug und verliert feinere Formübergänge; auch werden, wenn man einigermassen stark in der Fläche vergrössert, die Wachsplatten dann so dick, dass sie sich schlecht schneiden. Nimmt man die Schnitte zu dünn, so erschwert man sich die Arbeit durch die Vergrösserung der Zahl der Wachsplatten unnütz und bekommt bei schwachen Vergrösserungen zu dünne Platten, die sich schlecht giessen. Liegt ein besonderes Interesse an ganz dünnen Schnitten vor, so schneide man z. B. $^1/_{50}$ m, benütze aber nur jeden zweiten Schnitt für das Modell, der dann natürlich $^1/_{25}$ m dick zu rechnen ist. Man mache sich jedesmal die Flächenvergrösserung, die man ungefähr braucht, um im Modell nicht zu dünne Spangen und zu schmale Spalten zu erhalten, im Voraus klar und berechne darnach, wie dünn die Schnitte werden müssen, damit bei entsprechender Dicken-

vergrösserung die Wachsplatten nicht über 2 m in der Dicke messen.

Für den Erfolg des Schneidens ist ein Hauptfactor die Masse, die man benützt. Dieselbe muss so beschaffen sein, dass der Schnitt einerseits nicht am Messer klebt oder sich faltet andererseits sich nicht zu einer engen Röhre zusammenrollt, sondern dass derselbe sich grade, ohne am Messer zu haften, zu einer flachen Rinne oder einfachen Röhre zusammenbiegt.

Jeder wird die leidige Erfahrung machen, dass alle Paraffin-Wallrath- und dergl. Gemische sehr inconstanter Natur sind, weil die Härte und Adhäsion dieser Massen in unglaublicher Weise von der Temperatur abhängt, so dass in einer solchen, die heute die vortrefflichsten Resultate gibt, wenige Tage später sich jeder Schnitt unlösbar zusammenrollt oder in Falten legt, die alle Theile heillos verschieben. Es nützt daher wenig, genaue Recepte zu geben, man kann nur im Allgemeinen sagen, dass es nützlich ist die spröden und etwas körnig krystallinischen Substanzen, wie Paraffin und Wallrath durch Zusatz von Wachs oder Ceresin mit Vaseline[1]) etwas geschmeidiger und elastischer zu machen.

Alle die kleinen Hülfsmittel, die F. E. Schulze[2]) für das Aufrollen der Dünnschnitte erwähnt, habe ich selbst gefunden und durchprobirt, kann denselben sogar noch ein anderes anreihen, das sich als das brauchbarste erwiesen hat. Man wähle eine Masse, die so hart ist, dass sich ohne Weiteres jeder Schnitt einrollt; ehe man nun aber zu schneiden beginnt, umfahre man den Rand der vorliegenden Schnittebene in einiger Entfernung mit dem erhitzten hakenförmigen Ende eines gestielten Drahtes so, dass die Masse von der Wärme grade etwas afficirt wird, — das Mass lehrt Uebung sehr bald kennen. Jetzt beginne man rasch zu schneiden; der erste Schnitt rollt gar nicht, der zweite ein wenig, der dritte stärker, beim fünften oder sechsten ist man genöthigt, um keinen Schnitt zu verlieren, den Handgriff zu wiederholen. Den Schnittstrecker von F. E. Schulze besitze ich erst seit ganz kurzer Zeit, kann das Instrumentchen jedoch als ganz vorzüglich bestens empfehlen; ich befestige denselben aber nicht am Mikrotom selbst — das wäre an dem Schanze'schen Modell auch schwer zu machen, — sondern an einer eisernen Stativklammer, die daneben steht.

1) Nach M. Schulgin, Zool. Anz. VI. Jahrg. Nr. 129. p. 21.

2) Ein Schnittstrecker, Zool. Anz. 1883. Nr. 132.

Für die Zwecke des Modellirens ist es selbstverständlich unumgänglich nothwendig, dass jeder Schnitt auf dem Objectträger vollkommen plan ausgebreitet wird und in allen seinen Theilen, mögen dieselben auch gar keinen oder nur losen Zusammenhang haben, nicht die geringste Verschiebung erleidet. Bei meinen ersten Arbeiten feuchtete ich das Messer mit absoluten Alkohol an und übertrug in diesem auf dem Objectträger. Nach dem Verdunsten des Alc. abs. kann man die angetrockneten Schnitte ruhig mit Terpentin übergiessen, ohne dass eine Verschiebung zu befürchten wäre. Nur ist eine solche leider schon während des Schneidens und Uebertragens mit Alkohol recht häufig, da die dünnen Plättchen der Masse in Alkohol sehr brüchig werden. Ich ging daher bald dazu über trocken zu schneiden, musste aber erfahren, dass zwar das trockene, feine Paraffinplättchen alle Theile des Schnittes gut zusammenhielt, dass aber die beim Auslösen mit Terpentin entstehenden Wirbel und Strömungen sehr leicht ganze kleinere Schnitte oder Theile von grösseren untereinanderschwemmen. Hatte man glücklich diese Klippe vermieden, so traten noch häufig, wenn man das mit Canadabalsam bestrichene Deckglas oder Glimmerblättchen auflegte, Verschiebungen ein. Die Erinnerung an meine Erfahrungen beim Feuchtschneiden brachte mich bald dazu, den Objectträger vor dem Auflegen mit absolutem Alkohol anzufeuchten, die Schnitte in denselben einzulegen, antrocknen zu lassen, fest zu schmelzen und dann erst auszulösen; — es war mir interessant zu lesen, wie derselbe Uebelstand Gaule und Altmann[1]) genau auf dasselbe Gegenmittel geführt hat.

In neuerer Zeit hat uns aber Giesbrecht ein Verfahren geschenkt, das bei richtiger Handhabung die Lage jedes noch so losen und kleinen Schnitttheiles so vollkommen sichert, dass jedes andere Hilfsmittel entbehrlich erscheint[2]). G. gibt bekanntlich dem Objectträger einen dünnen Ueberzug von alkolischer Schellacklösung, weicht denselben in der Wärme mit einem Minimum aufgepinselten Creosotes oberflächlich auf, legt dann die trockenen Paraffinschnitte

1) J. Gaule, „Das Flimmerepithel der Aricia foetida". Arch. f. Anat. u. Physiol. 1881, physiol. Abth. p. 156 Anm. u. R. Altmann, „Einige Bemerkungen über histologische Technik". Arch. f. Anat. u. Physiol. 1881, anat. Abth. p. 222 Anm.

2) „Zur Schneidetechnik". Zool. Anz. IV. Jahrg. Nr. 92. p. 484 und in den Mittheil. d. zool. Section zu Neapel. 1881. II. p. 184.

auf, so dass sie an dem Schellacküberzug festkleben, verjagt das Creosot bei 50—55° und löst nachher ohne Schaden die Masse mit Strömen von Terpentin oder noch besser Xylol aus[1]). Sollen, wie es für das Modelliren nöthig ist, die Schnitte sich ohne Faltung ganz plan auflegen, so müssen sie sich am Besten beim Schneiden zu einer Rinne oder höchstens einfachen Röhre zusammenrollen. Diese hebt man mit der Nadel ab und legt mehrere Reihen derselben auf den Schellack auf — soviel unter einem Deckglase oder Glimmerplättchen Platz haben, dann genügt ein geringes Erwärmen und alle bereiten sich vollkommen plan aus und kleben im selben Augenblicke fest.

Das Modelliren.

Das Princip der Herstellung planparaller Wachsplatten von beliebiger Dicke habe ich oben schon angedeutet, die speciellere Ausführung will ich hier an einem Beispiele erläutern. Ich benütze drei gleich grosse, rechteckige Blechgefässe mit senkrechten, etwa $2^1/_2$ cm hohen Wänden; an zwei gegenüberliegenden Seiten sind Griffe angebracht. Die langen Seiten des Rechtecks messen 270 mm, die kurzen 230 mm im Lichten. Soll aus einer Serie von Schnitten von $^1/_{30}$ mm Dicke in 60facher Vergrösserung modellirt werden, so müssen die Wachsplatten, auf die die betreffenden Schnittheile 60fach vergrössert aufgezeichnet werden, ebenfalls 60mal dicker sein, als die Schnitte, es müssen dieselben also genau 2 mm in der Dicke messen.

Der Flächeninhalt einer Platte, die in einem der oben beschriebenen Gefässe gegossen werden kann, beträgt 62,100 □mm, das Volumen einer Platte von diesem Flächeninhalt und 2 mm Dicke demnach 124,2 Cubiccm. — Das specifische Gewicht von gewöhnlichem gelben (rohen) Wachs beträgt 0,96—0,97, schmilzt man das Wachs, um etwas geschmeidiger zu machen, mit einem kleinen Zusatz von Terpentin zusammen, so stellt sich das spec. Gew. auf ungefähr 0,95. Diese Zahl kann man, ohne einen erheblichen Fehler zu begehen, in allen Fällen benützen. Das Gewicht der für unsere Platten

1) Die Vorschläge zur Vervollkommnung des Giesbrecht'schen Verfahrens von Kossmann in „Zur Mikrotomtechnik. Zool. Anz. VI. Nr. 129 p. 19 u. folg. sind jedenfalls sehr beachtenswerth.



erforderlichen Wachsmenge beträgt demnach 117,99 oder rund 118 gr. Es ist klar, dass sich das Gewicht jeder Wachsplatte von anderer Dicke ebensoleicht berechnen lässt. — In das Blechgefäss giesst man zuerst kochendes Wasser bis zur Höhe von $1^1/_2$ cm, und gleich darauf das für die gewünschte Plattendicke abgewogene und dann geschmolzene Wachs.

Wenn das Wasser und das Wachs beide recht heiss sind, breitet sich das letztere ziemlich von selber aus; — Lücken, die etwa noch bleiben, füllt man aus, indem man mit einem breiten Objectträger oder dergl. das geschmolzene Wachs über dem Wasser ausstreicht. Es ist zweckmässig, die Platte, sobald sie erstarrt, aber noch weich ist, rasch dicht an der Gefässwand zu umschneiden, da bei der weiteren Abkühlung der Gefässwand und des Wassers die Wachsplatte sonst leicht zerrissen wird. Sobald es die Festigkeit der Platte erlaubt, — das Wasser ist dann noch lau, — wird dieselbe herausgenommen und auf einer horizontalen Unterlage bis zum vollkommenen Erstarren ausgebreitet. Hat man mehrere, gleichgrosse Blechgefässe und ein paar Gasflammen verschiedener Grösse zur Verfügung, so kann ein Diener in wenigen Stunden ein halbes hundert Platten mit Leichtigkeit fertigstellen.

Am Besten und leichtesten gerathen Platten zwischen 1 und $2^1/_2$ mm Dicke, dünnere als 0,6 mm habe ich nie zu machen versucht. Alle Platten werden nothwendiger Weise ein wenig zu dünn, da sich das Wachs in Folge der Adhäsion an den Gefässwänden an den Rändern stärker anhäuft. Man könnte diesen geringen Fehler noch leicht durch Rechnung eliminiren, ich habe das aber in praxi niemals für nöthig befunden. Beim Aufeinanderlegen der Platten bleibt zwischen ihnen ein minimaler Zwischenraum, der vielleicht diesen Fehler gerade ausgleicht; wenigstens betrug an einem Modell, das aus 50—60 Platten zusammengesetzt war, die Differenz zwischen der aus dem idealen Plattenstärke berechneten und der gemessenen Dicke nie mehr als höchstens 1 mm.

Früher ritzte ich die Conturen der zu modellirenden Theile mit der Nadel in die Wachsplatten ein. Es ist nun aber aus vielen Gründen wünschenswerth, ausser dem Bilde auf der Wachsplatte, das ja beim Ausschneiden zerstört wird, noch eine dauernde Zeichnung jedes Schnitttheiles zu besitzen. Dieses Bedürfniss ver-

anlasste wohl Swirsky, die Bilder mit Hülfe der camera lucida zuerst auf Papier zu entwerfen und von diesem dann auf die Wachsplatte zu übertragen. Folgendes Verfahren, das ich jetzt ausschliesslich anwende, erspart den Umweg: Man breite auf der (trockenen!) Wachsplatte ein Stück Blaupapier (in jeder grösseren Papierhandlung zu kaufen), das eben so gross geschnitten ist, wie die erstere, so aus, dass die blaue Seite dem Wachse aufliegt; auf das Blaupapier kommt ein ebenso grosser Bogen gewöhnliches Papier. Beide Bogen werden auf der Wachsplatte mit Reisszwecken befestigt. Dann zeichnet man mit einem harten, gut gespitzten Bleistift die gewünschten Conturen auf das Papier auf und es entsteht gleichzeitig ein congruentes Bild von blauen Linien auf der Wachsplatte. Man kann denselben Bogen Blaupapier ungemein oft gebrauchen, ehe derselbe abgenützt ist.

Das Ausschneiden geschieht mit einem schmalen Messer auf einer Unterlage von weichem Holz. Je nach dem Objecte wird man dabei besondere Rücksichten walten lassen. Handelt es sich um ein Object, dessen Theile im Schnitt als dünne, isolirte oder weit geschwungene Spangen erscheinen, wie z. B. bei der Modellirung eines Knorpelskelets, so lässt man beim Ausschneiden provisorische Querspangen stehen, die bis zum Aufkleben die Entfernungen sichern und nachher mit dem erwärmten Messer leicht entfernt werden. Modellirt man feine Spaltcurven, wie z. B. Rachenhöhle und Kiemenspalten, so ist es zweckmässig, um weitere Räume zu erhalten, die Epithelien beim Aufzeichnen wegzulassen u. s. f. Gelegentlich ist man bei zu feinen Spalten, die selbst bei starker Vergrösserung noch ganz eng erscheinen, gezwungen, dieselben durchweg um ein bestimmtes Maass z. B. 1 mm zu weit zu zeichnen, oder man muss zu dünne Spangen um ein Bestimmtes verdicken. Solche Abweichungen sind bei jeder Modellirmethode unvermeidlich. Einen missglückten, z. B. gefalteten Schnitt, lässt man besser ganz aus und legt dafür lieber den vorausgehenden oder nachfolgenden zweimal auf.

Besondere Vorsichtsmassregeln erfordert noch das Aufeinanderlegen der Plattenausschnitte. Es ist hier nicht möglich, alle vorkommenden Fälle zu besprechen, nur auf einige Hauptpunkte will ich aufmerksam machen. Bei symmetrischen Figuren ist ein Abweichen nach rechts oder links natürlich leicht zu vermeiden; auch wenn man einen Theil, der nur auf einer Seite der Symme-

trieebene liegt, modellirt, z. B. das Labyrinthbläschen einer Seite, kann man dieselbe zweckmässig zu Hülfe nehmen; man lässt dann regelmässig an allen Ausschnitten zwei provisorische Sparren in gleicher Höhe stehen, deren geradlinig abgeschnittene Enden genau in der Symmetrieebene liegen und passt die letzteren beim Aufeinanderlegen so ab, dass dieselben immer senkrecht auf einer und derselben Ebene stehen; man benutzt als solche einen Pappdeckel oder dergleichen. Nach dem Verkleben der Ausschnitte werden die provisorischen Sparren allmählich mit dem heissen Messer entfernt. Hat man durchlaufende Gebilde in den Schnitten, deren Mittelpunkte in einer geraden Linie liegen, z. B. Wirbelkörper, so modellirt man dieselben als Hohlräume oder als Ausschnitte povisorisch mit und benutzt dieselben zur Regulirung beim Aufeinanderlegen. Auch andere durchlaufende Gebilde, wie das Rückenmark, Blutgefässe, Chorda werden mit ausgeschnitten und helfen dann beim Aufeinanderpassen. Gegen Abweichungen in der Richtung der Symmetrieebene selbst schützt die Berücksichtigung der Profilzeichnung des ganzen Objects, die vor dem Schneiden abgenommen wurde, und die man, wie oben erwähnt, auf die Vergrösserung des Modelles bringt mit Einzeichnung der Schnittgrenzen. Will man ganz genau sein, so kann man die Profilcontur aus dicker Pappe ausschneiden und in einen solchen Rahmen die aufeinander gelegten Schnitte einpassen. Bei unsymmetrischen Gebilden, z. B. Extremitäten, benutzt man einen senkrechten Querschnitt oder ritzt an bestimmten, dann in die Zeichnung einzutragenden Stellen ein paar Linien in die Oberfläche des Präparates u. dergl. mehr.

Meist lege ich 5—6 Ausschnitte erst locker aufeinander, corrigire mit den angegebenen Hülfsmitteln die Lage und befestige sie dann aneinander, indem ich die Ränder hier und da mit dem heissen Spatel berühre. Sobald dieselben so aneinanderhaften, dass man sie als ein Stück aufheben kann, bepinsele ich die vorstehenden Ränder mit Terpentin und egalisire dieselben dann mit dem heissen Spatel. Die Bepinselung mit Terpentin schafft den Vortheil, dass man eine bei geringer Wärme weiche und desshalb leichter zu bearbeitende Modelloberfläche erhält.

Ob man alle Ausschnitte hintereinander weg zu einem Stücke vollkommen fest verkleben will, oder an bestimmten Stellen die Verklebung so oberflächlich macht, dass man das Modell wieder

in einzelne Stücke zerlegen kann, wie es z. B. bei den Kiemenspaltenmodellen meiner letzten Arbeit der Fall sein musste, hängt natürlich von Gesichtspunkten ab, welche die Beschaffenheit des jeweiligen Objects dictirt. An Stellen, die nach dem Aufeinanderpassen nachträglich wieder getrennt werden sollen, schiebt man zur Sicherung der Trennung zweckmässig ein dünnes Kartenblatt ein. Nachträglich kann man das fertige Modell mit einem heissen Messer in jeder gewünschten Richtung zerschneiden u. s. f. Meist arbeite ich jetzt so, dass, während ich aufzeichne, ein paar gefällige Gehülfen, — man kann jeden intelligenten Diener dazu rasch abrichten — die interessirenden Theile aus den fertigen Bildern ausschneiden, sodass die Herstellung des ganzen Modells relativ rasch vorwärts geht.

Man kann natürlich aus einer und derselben guten Serie alle möglichen Dinge, Hohlräume und solide Organe für sich modelliren. — Zum Schluss möchte ich mir nur noch erlauben, darauf hinzuweisen, dass unter anderem die Entwicklung des Gehirns und des Herzens sich durch meine Modelle ganz besonders gut illustriren lässt; ja man kann die Massenzunahme irgend eines Theiles des Gehirns zwischen zwei Stadien direct bestimmen, indem man aus zwei entsprechenden Modellen den Theil herausschneidet und die Wachsstücke wiegt.

Breslau, im März 1883.

Recherches sur le rein céphalique et le corps de Wolff chez les Oiseaux et les Mammifères (Extrait.)

Par le

Dr. **George Renson**, Bruxelles.

Les recherches dont nous résumerons ici les résultats ont été entreprises au laboratoire de l'Institut anatomique de Strasbourg. Conduites sous la bienveillante direction de M. le Professeur Wal-

deyer, elles nous ont fourni plusieurs renseignements intéréssants sur le développement des organes excréteurs embryonnaires des Oiseaux et des Mammifères: peut être contribueront elles à élucider l'embryologie de ces organes et, surtout, à établir la nature des relations qui unissent le rein céphalique, le rein primitif et le rein permanent des Amniotes.

Nous nous étions proposé d'abord le but spécial de rechercher l'existence du rein céphalique chez les Mammifères; mais nos investigations se sont graduellement étendues au développement du Corps de Wolff et nous ont naturellement ramené à l'étude des embryons du Poulet.

Nous nous réservons de publier dans un travail plus développé [1]) l'historique de la question, ainsi que la description détaillée des préparations, qui ne pourrait être entreprise sans de nombreuses figures à l'appui. La présente notice renfermera simplement l'exposition des principaux faits observés au cours de nos recherches.

Poulet.

La première ébauche du système excréteur est constituée chez le poulet par le canal qui réunit la cavité de chaque protovertèbre à la cavité générale du coelome.

R. Kowalewsky [2]) a le premier décrit ce canal chez le poulet et l'a désigné sous le nom de „Mittelplattenspalte", dénomination qui ne peut être conservée, d'après nous, parce qu'il n'existe pas encore de masse intermédiaire proprement dite à l'époque où les cavités protovertébrales communiquent avec le coelome viscéral.

Nous appellerons ce canal „canal de communication". Il apparait dans les coupes transversales d'embryons de 6 protovertèbres comme une fissure étroite assez mal circonscrite, reliant directement la cavité viscérale, encore très aplatie, à la cavité arrondie des protovertèbres.

L'orifice externe du canal de communication, débouchant dans la cavité viscérale, est caractérisé par une dilatation ampullaire, nettement délimitée par les cellules des plaques latérales. Nous verrons plus loin l'intérêt que présente cette dilatation au point de vue de la genèse des organes excréteurs.

---

1) George Renson, Contributions à l'Embryologie des organes d'excrétion des Oiseaux et des Mammifères. Bruxelles 1883.

2) Roman Kowalewsky, Die Bildung der Urogenitalanlage bei

R. Kowalewsky et après lui Dansky et Kostenitsch [1]) ont signalé les relations qui existent entre le canal de communication et les organes d'excrétion: ils ont admis que le canal de Wolff recevait sa lumière de la „Mittelplattenspalte." — Il n'en est pas tout à fait ainsi, comme nous l'exposerons dans la suite. Une portion du canal de communication est conservée, il est vrai, dans l'évolution ultérieure des organes excréteurs: mais elle s'y trouve comprise dans le système des canalicules.

Dans le stade que nous venons de décrire, il n'existe pas encore de masse intermédiaire: les lames latérales s'étendent jusqu'au contact des protovertèbres, et la cavité viscérale n'est séparée des protovertèbres que par une ou deux assises cellulaires.

C'est dans la phase immédiatement suivante que l'on voit apparaître à la fois la masse intermédiaire et les premièrs vestiges du système excréteur — et dès maintenant il sera nécessaire de distinguer dans ce système deux régions, l'une antérieure, l'autre postérieure, dans lesquelles le développement des canalicules segmentaires suit une marche différente.

1. **Région antérieure.** Comprise entre la 7e et la 11e protovertèbre. Les canalicules segmentaires apparaissent sous forme de cordons cellulaires émanés de l'épithélium pleuropéritonéal, avec lequel ils sont constamment continus. Ces cordons prennent naissance au niveau de l'angle supéro-interne de la cavité pleuropéritonéale. Certains d'entre eux se terminent en cul-de-sac; les autres sont reliés à un canal longitudinal, qui est manifestement la portion antérieure du Canal de Wolff.

Dans la région qui nous occupe, le canal de Wolff présente quelques particularités intéressantes, sur lesquelles Gasser [2]) a le premier appelé l'attention: c'est d'abord un développement très précoce du canal dans cette région antérieure, ensuite sa disconti-

---

Hühnerembryonen. Warschau 1875. (Arbeiten aus dem Laboratorium der medic. Facultät zu Warschau. H. 2. D'après le Jahresbericht de Hofmann et Schwalbe. 1875. p. 448.)

1) Dansky und Kostenitsch, Ueber die Entwicklungsgeschichte der Keimblätter und des Wolff'schen Ganges im Hühnerei. Mem. de l'Acad. impér. des Sc. de St. Pétersbourg. VII. Sér. T. 27. Nr. 13. 1880.

2) Gasser et Siemerling, Ueber das obere Ende des Wolff'schen Ganges. — Sitzungsber. d. Marburg. Naturf. Gesellsch. 1878.

nuité dans le sens longitudinal. Dans un embryon de 14 protovertèbres, tel que celui que nous décrivons ici, la portion antérieure du canal de Wolff est pleinement différenciée, et présente une lumière largement développée, bien circonscrite par les cellules qui la limitent. Un tel développement contraste avec l'aspect que présente le même canal dans les coupes pratiquées en arrière de la 11ᵉ protovertèbre, où il est à peine indiqué par le groupement de quelques cellules (cf. plus bas).

De plus le canal de Wolff est discontinu, comme nous l'avons dit, dans sa portion antérieure: il s'y montre divisé en tronçons inégaux, séparés par des intervalles où il disparaît complètement.

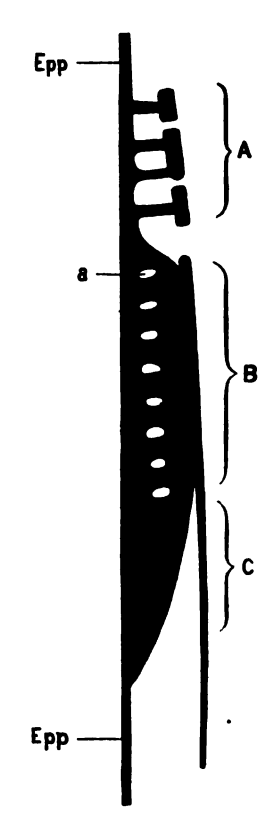
Un autre caractère important, signalé déjà par Sedgwick[1]), est que chaque tronçon du canal de Wolff est continu avec un ou plusieurs canalicules segmentaires, qui le relient à l'épithélium pleuropéritonéal. Il s'ensuit que l'on peut considérer la portion antérieure du canal de Wolff comme issue de cet épithélium.

2. Région postérieure. En arrière de la 11ᵉ protovertèbre. Ici les canalicules n'apparaissent plus sous forme d'involutions isolées de l'épithélium pleuropéritonéal: la formation des canalicules proprement dits est précédée d'une involution longitudinale continue de l'épithélium, au niveau de l'angle supéro-interne de la cavité viscérale. De cette façon prend naissance la masse intermédiaire, sorte de blastème dont la différenciation constituera plus tard les canalicules segmentaires et le canal de Wolff dans cette région. La différenciation du canal de Wolff s'accuse de très-bonne heure par la formation d'un bourrelet cellulaire longitudinal dépendant de la masse intermédiaire et faisant saillie entre le mésoderme et l'ectoderme.

Les canaux de communication ont disparu à l'époque où se forment les masses intermédiaires, à l'exception de la portion dilatée de ces canaux dont nous avons signalé la différenciation dans la phase précédente: Cette portion se trouve comprise désormais, sous forme d'une petite lacune ovalaire, dans le sein de la masse intermédiaire, où elle représente un diverticulum isolé de la cavité viscérale.

---

1) Sedgwick, On the early development of the anterior part of the Wolffian duct and body in the chick. — Quarterly journal of microsc. Science 1881.



Le schéma ci joint donnera une idée claire de l'état du système excréteur dans cette période, et nous permettra de résumer les notions exposées plus haut:

1. Dans la region antérieure (A):

Les canalicules segmentaires proviennent d'involutions isolées de l'épithélium pleuropéritóneal (epp.)

Le canal de Wolff, divisé en tronçons, est continu avec ces canalicules. Son développement est plus précoce que dans la région postérieure.

2. Région postérieure (B). La masse intermédiaire, dans laquelle se différencieront plus tard les canalicules segmentaires, est continue dans toute sa longeur avec l'épithélium pleuropéritonéal. Dans cette masse se trouvent renfermées de petites lacunes (a) qui représentent des restes des canaux de communication.

Le canal de Wolff se développe en continuité avec la masse intermédiaire.

Dans la phase suivante, il ne survient guère de modifications dans la région antérieure du système excréteur.

Dans la région postérieure, les cellules des masses intermédiaires subissent un réarrangement par lequel elles se groupent pour constituer les canalicules segmentaires de cette région. La lacune que nous avons décrite plus haut est conservée pendant cette phase et occupe constamment l'axe des canalicules, où elle semble constituer une dilatation de leur lumière.

En même temps que s'établit la différenciation des canalicules au sein de la masse intermédiaire, le canal de Wolff, primitivement continu dans tout sa longeur avec cette masse, en devient indépendant dans l'intervalle des canalicules.

En arrière de la région où se constituent des canalicules, la masse intermédiaire reste non différenciée et ne présente en aucun point de continuité avec le canal de Wolff: cette portion non différenciée de la masse intermédiaire (C) représente, d'après Sedg-

wick le blastême du rein définitif, de même que la portion antérieure est le blastème du corps de Wolff.

Les modifications qui surviennent dans la période suivante sont plus intéressantes, parce qu'elles permettent d'identifier les deux régions que nous avons distinguées dès le début dans l'appareil excréteur avec le rein céphalique et le corps de Wolff.

L'élément nouveau qui permet cette identification n'est autre que le glomérule.

Dans la région antérieure, les glomérules apparaissent sous forme de bourgeons cellulaires développés à l'orifice péritonéal des canalicules segmentaires, et provenant manifestement d'une prolifération des éléments des canalicules eux mêmes. Ainsi prennent naissance les glomérules externes, libres dans la cavité viscérale, qui caractérisent le rudiment du rein céphalique chez les oiseaux (Balfour, Gasser, Siemerling). En même temps que se constituent ces glomérules externes, les canalicules eux mêmes subissent une régression graduelle, de telle façon qu'il n'en reste plus de traces quand les glomérules ont atteint leur complet développement. L'extrémité antérieure du canal de Wolff (canal du rein céphalique — Vornierengang), persiste plus longtemps et apparait, sur les coupes transversales, au niveau des glomérules libres, jusqu'à l'époque où se développent le canal de Müller et ses orifiées péritonéaux.

Nous n'avons pas pu vérifier l'existence des relations admises par Balfour et Sedgwick[1]) entre le rein céphalique et les orifices péritonéaux du canal de Müller; nous n'avons pas pu davantage nous convaincere qu'il existe une relation génétique directe entre le canal de Müller et le Canal de Wolff. S'il est bien constaté que, chez les Vertébrés inférieurs, le canal de Wolff et le canal de Müller procèdent de la division longitudinale d'un canal excréteur ancestral (Vornierengang) — il nous a paru également évident que chez les oiseaux (et chez les mammifères) le canal de Wolff et le canal de Müller résultent de différenciations absolument indépendantes. La seule relation qui les unisse est une relation indirecte exprimée par le fait que tous les deux sont issus de l'épithélium pleuropéritonéal.

1) Balfour et Sedgwick, On the existence of a head-kidney in the embryo chick, and on certain points in the development of the Müllerian duct. — Quarterly Journ. of microsc. Science 1879.



Les glomérules internes du corps de Wolff prennent naissance par un processus tout à fait analogue à l'évolution des glomérules libres du rein céphalique. Ils proviennent d'une prolifération des canalicules segmentaires développés aux dépens des masses intermédiaires, ainsi que l'a reconnu Sedgwick. Mais une particularité intéressante est qu'ils sont localisés précisément dans les petites lacunes dont nous avons décrit plus haut l'origine. Ces lacunes, qui ne sont d'abord qu'une portion élargie de la lumière du canalicule, suivent le glomérule dans son développement et deviennent finalement la cavité de la capsule de Malpighi.

Or, nous l'avons vu plus haut: les lacunes en question représentent des restes du canal de communication (Mittelplattenspalte) et sont donc homologues à la cavité viscérale.

Il ressort des faits observés jusqu'ici que chacun des éléments constitutifs du corps de Wolff peut être considéré comme homologue d'un élément correspondant du rein céphalique: dans le tableau suivant, nous résumerons ces homologies partielles dont l'ensemble nous permettra de conclure à l'homologie totale des deux organes.

Rein Céphalique.	Corps de Wolff.
Canalicules développés directement aux dépens de l'épithélium pleuropéritonéal.	**Canalicules** développés aux dépens de la masse intermédiaire, laquelle procède de l'épithélium pleuropéritonéal.
Glomérules provenant d'une prolifération des éléments des canalicules.	**Glomérules** provenant d'une prolifération des éléments des canalicules.
Glomérules saillants dans la cavité viscérale (coelome).	**Glomérules** saillants dans un diverticulum spécialisé de la cavité viscérale.
Canal excréteur (Vornierengang) développé en continuité avec les canalicules segmentaires.	**Canal excréteur** (Wolff'scher Gang) développé en continuité avec la masse intermédiaire (blastème des canalicules).

Le rein céphalique et le corps de Wolff peuvent donc être considérés comme deux organes homologues dans toutes leurs parties, et rien ne s'oppose à admettre qu'ils proviennent tous deux de l'évolution d'un même organe ancestral.

La principale difficulté que l'on éprouve à rapporter les deux organes à un type commun résulte des relations différentes qu'ils présentent avec le coelome. Si l'on admet avec nous que les capsules de Malpighi représentent des portions spécialisées de la cavité viscérale, toute discordance morphologique entre les deux organes s'évanouit. Les canalicules segmentaires débouchant dans le coelome (Rein céphalique) sont en tout point comparables aux canalicules du corps de Wolff qui débouchent dans un diverticulum secondairement isolé de la cavité viscérale.

La spécialisation des capsules de Malpighi peut être comparé, dans l'évolution des organes excréteurs des Vertébrés à la spécialisation des follicules de de Graaff dans l'appareil génital femelle.

Nous n'avons pas porté nos recherches personnelles sur le développement du rein définitif; mais si l'on tient pour assurés les résultats obtenus par Sedgwick[1]), si le rein définitif se développe comme le corps de Wolff aux dépens de la masse intermédiaire (blastème rénal), il n'est pas impossible d'étendre à cet organe les homologies exposées plus haut à propos du rein céphalique et du corps de Wolff.

Si, d'autre part, les homologies admises par Hatschek entre les canalicules segmentaires des Vertébrés inférieurs et les canalicules excréteurs des Invertébrés se trouvaient confirmées, on pourrait espérer reconstituer l'histoire complète du système excréteur des Vertébrés et des Invertébrés.

Lapin. Rat.

L'étude d'embryons du Lapin et du Rat nous a fourni des résultats parfaitement concordants avec les observations recueillies sur l'embryon du Poulet.

Nous avons pu constater, chez le Lapin, que la masse intermédiaire et le canal de Wolff naissent de l'épithélium pleuropéritonéal.

A la partie antérieure du système excréteur, il existe des canalicules segmentaires établissant une connexion directe entre le canal de Wolff et le coelome. Ces canalicules, en tout

1) Sedgwick, development of the kidney in its relation to Wolffian body in the chick. — Quarterly Journal of microsc. Science 1879.

semblables aux canalicules en S du Poulet, sont apparents dans des embryons de Lapin de 10 jours à peu près [1]. Ils disparaissent plus rapidement encore que chez le Poulet. Il est fort vraisemblable que ces canalicules antérieurs répondent à un rein céphalique rudimentaire.

Cette hypothèse se trouve confirmée par le fait que, dans des embryons de Lapin de 12 jours, on retrouve au dessus de l'extrémité supérieure du corps de Wolff, un canal longitudinal très-distinct, occupant sur les coupes transversales l'espace compris entre l'aorte, le conduit de Cuvier et la cavité pleuropéritonéale. L'aspect de ce canal, et sa situation ne permettent pas de douter qu'il réponde au Canal du rein céphalique (Vornierengang) tel que nous l'avons décrit chez le Poulet. De place en place l'épithélium pleuropéritonéal adjacent à ce canal présente des traces d'une prolifération cellulaire, dans laquelle on pourrait voir les derniers vestiges de glomérules externes.

Les observations précédentes tirent une valeur spéciale de leur concordance avec le développement des organes excréteurs chez les Vertébrés inférieurs.

Chez les animaux où le développement du rein céphalique a été observé, le canal excréteur et les canalicules de cet organe proviennent de l'épithélium pleuropéritonéal.

Chez les Elasmobranches, la masse intermédiaire provient de l'épithélium pleuropéritonéal: nous avons directement constaté le même fait chez le Poulet et le Lapin.

Enfin l'intervention du canal de communication (Mittelplattenspalte) dans la constitution du corps de Wolff a été observée chez les Elasmobranches, où ce canal présente un plus grand développement. Sedgwick a constaté qu'une portion de ce canal est conservée pendant le développement ultérieur du corps

---

1) Kollmann a récemment décrit et figuré des canalicules analogues chez les Mammifères. Mais nous ne croyons pas que les structures observées par lui répondent réellement aux canalicules segmentaires.

Les coupes qu'il représente appartiennent à des embryons trop âgés pour posséder encore de tels canalicules et, d'autre part, il nous parait que certains des canalicules qu'il a figurés répondent en réalité aux orifices péritonéaux du canal de Müller. (Kollmann, Coelom und Nephridium. Festschrift zur Jubelfeier der Universität Würzburg. 1882. 4.)

de Wolff et constitue dans cet organe la cavité où se développe le glomérule.

Ces faits augmentent l'intérêt des recherches dont nous venons de résumer les résultats, en même temps qu'ils apportent à ces résultats un sérieux appui.

L'ensemble des recherches résumées ici confirme pleinement l'hypothèse avancée par Sedgwick sur la nature des relations qui unissent le rein céphalique, le corps de Wolff et le rein définitif.

Ces trois organes représenteraient trois stades d'évolution d'un même organe ancestral.

Cet organe ancestral, dont le rein céphalique nous représenterait le type plus ou moins altéré, serait une émanation de l'épithélium pleuropéritonéal et présenterait des connexions directes avec la cavité viscérale.

Dans le corps de Wolff et le rein définitif, les relations avec l'épithélium pleuropéritonéal ressortent de l'origine de la masse intermédiaire; les relations avec la cavité viscérale résultent de l'homologie des capsules de Malpighi avec cette cavité.

Bruxelles, 30. Mars 1883.

(Aus dem histologischen Laboratorium des Prof. C. Arnstein in Kasan.)

Ueber die Beziehungen zwischen Blut- und Lymphgefässen.

Von

Alexander Dogiel.

Hierzu Tafel XXIV.

Im Verlauf meiner Untersuchungen über die Beziehungen zwischen Blut- und Lymphgefässen bin ich in der Nierenkapsel auf Einrichtungen gestossen, die von denen anderer Localitäten

vielfach differiren. Meine früheren Mittheilungen[1]) bezogen sich auf das äussere Ohr, auf das Mesenterium und die Haut der hinteren Extremitäten. Gegenwärtig erstrecken sich meine Untersuchungen auf das Periost, auf die Gallenblase und die Nierenkapsel.

Die Kapsel der Hundeniere besteht, wie bekannt, aus zwei Blättern, die sich mit der Pincette gesondert abheben lassen. Das innere Blatt liegt dem Nierengewebe straff an und enthält, wie man sich an injicirten und versilberten Präparaten überzeugen kann, weder capillare Blutgefässe noch differencirte Lymphgefässe, während das äussere leicht abziehbare Blatt zahlreiche Blut- und Lymphgefässe führt. Eine gesonderte, ausgebildete Fettkapsel fehlt der Hundeniere. Man sieht nur zerstreute, grössere oder kleinere Fettträubchen, die über der sehnigen Nierenhülle verschiebbar sind.

Ich injicirte gewöhnlich lösliches Berlinerblau mit Leim oder Glycerin. Um vollständige Injectionen zu erhalten und eine Verwechselung von Venen und Lymphgefässen sicher zu vermeiden, injicirte ich sowohl von der arteria, als von der vena renalis aus. Die Thiere wurden vorher durch Entblutung getödtet und das Oberflächenendothel der Kapsel mit dem Pinsel entfernt. Die Injection wurde erst unterbrochen, nachdem die Gefässe prall gefüllt waren. Darauf wurde zwischen die beiden Blätter der Kapsel durch Einstich eine $^1/_4$% Lösung von Silbernitrat eingeführt, die Niere vorsichtig herausgeschnitten und auf ein paar Minuten in die erwähnte Silberlösung gelegt, dann in destillirtem Wasser abgespült und in 40% mit Essigsäure angesäuerten Alkohol gelegt. Nach ein paar Stunden waren die Lymphgefässe gewöhnlich schon angedeutet und das Gewebe sowie die Injectionsmasse soweit erhärtet, dass die Kapsel in toto abgezogen und in Stücke geschnitten werden konnte, ohne dass letztere sich in Falten legten, oder die Injection gefährdet wurde. Die 2—3 cm grossen Stücke wurden in Alkohol entwässert und trocken eingeschlossen. Hatte ich es mit grossen Hunden zu thun, so injicirte ich die Silberlösung direct in ein Lymphgefäss. Manchmal modificirte ich das Verfahren derart, dass ich die injicirte Niere mit Silberlösung übergoss und nach einer Weile anschnitt. Dieses Verfahren bietet den Vortheil, dass die glycerinhaltige Injectionsmasse weniger leicht als bei der interstitiellen Silberinjection aus den Blutgefässen ausfliesst. Bei

1) Alexander Dogiel, Ueber ein die Lymphgefässe umspinnendes Netz von Blutcapillaren. Dieses Archiv Bd. XVII.

einer leimhaltigen Injectionsmasse wird dieser Uebelstand durch Anwendung der Kälte leicht vermieden, doch zog ich das Glycerin vor, weil es mir auf vollständige Injectionen ankam und letztere mit der glycerinhaltigen Masse leichter und unter geringem Druck herzustellen sind.

Im Verlaufe der Injectionen mit glycerinhaltiger Masse bemerkte ich häufig, dass in dem Maasse, als die Blutgefässe der Niere sich füllten, die vorhin unsichtbaren Lymphgefässe der Kapsel als rosenkranzförmige, durchsichtige Stränge hervortraten, und zwar trat diese Erscheinung zu einer Zeit auf, wo die Blutgefässe der Kapsel mit der blauen Injectionsmasse noch sehr unvollständig gefüllt waren. Fuhr ich mit der Injection fort, so traten an der Oberfläche der Kapsel durchsichtige Tropfen auf. Ich hatte es offenbar mit einer Filtration von Glycerin in die Lymphgefässe auf die Kapseloberfläche zu thun, und da die Blutgefässe der Kapsel zur Zeit noch wenig Injectionsmasse enthielten, so konnte das Glycerin nur aus den Gefässen der Niere in die Gewebsspalten und von dort in die abführenden Lymphgefässe der Kapsel gedrungen sein.

Offene Verbindungen zwischen den Lymphbahnen des Nierengewebes und denen der Nierenkapsel haben bekanntlich Ludwig und Zawarykin[1]) durch directe Injectionen und an künstlich ödematös gemachten Nieren nachgewiesen. Ludwig[2]) hat den Filtrationsvorgang auch an der todten Niere nachgeahmt. „Setzt man (sagt er p. 723) in den Ureter eine filtrirbare Flüssigkeit, z. B. Glycerin unter einen mässigen Druck, so sieht man dieselbe langsam und tropfenweise auf der Nierenkapsel hervortreten.“ In dem Falle von Ludwig filtrirte das Glycerin durch die Wand der Harnkanälchen, in dem meinigen — durch die Wand der Blutgefässe.

An der versilberten und injicirten Nierenkapsel sieht man die Lymphgefässe als weisse Streifen schon mit blossem Auge; schärfer treten sie bei Loupenvergrösserung hervor. Sie sind netzförmig angeordnet, die Maschen dieses Netzes sind an beiden

1) Ludwig und Zawarykin, Zur Anatomie der Niere. Wiener acad. Sitzungsberichte. 48. 2. Math. naturw. Cl.

2) Ludwig, Einige neue Beziehungen zwischen dem Bau und der Function der Niere. ibidem p. 725.

Nierenpolen in die Länge gezogen, an den übrigen Partieen bilden sie unregelmässige Polygone. An dieser Netzbildung betheiligen sich nicht nur die capillaren Lymphgefässe, sondern auch die kleinen, aus dem Zusammenflusse der Capillaren entstehenden Stämmchen. Die grösseren abführenden Lymphgefässe verlaufen nach oben und unten gegen die beiden Pole der Niere in einer Anzahl von je 2—4 Stämmchen. Die oberen begeben sich zwischen die Zwerchfellschenkel, die unteren (hinteren) münden in die Lymphgefässe der regio hypogastrica.

Das System der Saftkanälchen tritt bei gelungener Versilberung sehr scharf hervor. Häufig hat es den Anschein, als ob die Saftcanälchen direct in ein capillares Lymphgefäss einmündeten. Bei veränderter Einstellung überzeugte ich mich jedoch in den meisten Fällen, dass die Saftcanälchen über oder unter dem Lymphgefässe hinweggehen, während die Wand des letzteren von einer Schicht Saftcanälchen bedeckt erscheint.

Was die arteriellen und venösen Gefässe anlangt, so bietet ihre Anordnung nichts Besonderes dar. Eine Arterie wird gewöhnlich von zwei Venen begleitet, letztere fassen die Arterie zwischen sich und anastomosiren auf ihrem Verlaufe durch kurze Queräste. Sowohl Arterien wie Venen bilden weitmaschige Netze, die in grössere zu- und abführende Blutgefässe münden.

Dagegen ist die Anordnung der capillaren Blutgefässe eine sehr eigenthümliche. Man sieht unter der Loupe (Fig. 1) braungefärbte Gewebsinseln, die von engmaschigen Capillarnetzen erfüllt sind, es kommen dadurch Blutgefässinseln zu Stande, die rundlich oder mehr weniger ausgezogen erscheinen und von Lymphgefässen umrahmt werden. Die benachbarten Blutgefässinseln anastomosiren unter einander vermittelst spärlicher Capillaren, die quer über die Lymphgefässe hinwegziehen. Denselben Weg nehmen die zu den Blutgefässinseln vordringenden kleinen Arterien und Venen (Fig. 2). Die netzförmig verbundenen Lymphgefässe liegen oberflächlich in einem Niveau mit den Blutgefässinseln, wovon man sich bei wechselnder Einstellung auf das Bestimmteste überzeugen kann. Blut- und Lymphgefässe erscheinen gleichzeitig scharf contourirt. Das erscheint übrigens schon von vornherein wahrscheinlich, da die in Rede stehenden Capillaren in den Maschen zwischen den Lymphgefässen liegen und bei vollständiger Injection und gelungener Versilberung die braunen Gewebsinseln mit den engmaschigen Netzen der Blutcapillaren conform sind.

Seit Recklinghausen steht es für die membranös ausgebreiteten Organe fest, dass die capillaren Lymphgefässe derart angeordnet sind, dass sie von den Blutcapillaren möglichst weit entfernt liegen. Dieses für die Drainage des Gewebes nothwendige Postulat wird dadurch realisirt, dass beide Gefässnetze nicht in einem Niveau liegen und die Knotenpuncte beider sich nicht decken. — Diese Ausführungen Recklinghausen's sind seither vielfach bestätigt worden. Speciell für die Pleura hat es Dybkowsky[1]) nachgewiesen. Auf seiner Figur 12 sieht man die Blutcapillaren oberflächlicher, als die Lymphcapillaren liegen. Isidor Neumann[2]) gibt eine für diese Verhältnisse sehr instructive Zeichnung (Taf. IV, Fig. 8), die sich auf die Haut des Menschen bezieht.

In der Nierenkapsel des Hundes verhalten sich, wie wir eben gesehen haben, Blut- und Lymphcapillaren derart, dass kleine Abschnitte des Blutgefässnetzes von Lymphgefässen umgeben werden. In Bezug auf jede Gewebsinsel ist der Säftestrom offenbar ein centrifugaler. Der Abfluss der durch die Capillaren in das Gewebe transudirten Lymphe findet an der Peripherie statt. Die Drainage ist hier eine sehr vollständige, zum Theil schon deswegen, weil der Blutstrom in dem sehr engmaschigen Capillarnetze, das häufig knäuelartig erscheint, verlangsamt ist. Es transudirt also verhältnissmässig viel Flüssigkeit in das Gewebe und findet leichten Abfluss nach der Peripherie der Gewebsinsel, die von einem breiten Abzugscanale, d. h. einem Lymphgefässe umgeben ist. Sehen wir uns nach Analogieen um, so finden wir sie leicht in den solitären und agminirten Follikeln sowie in den Lymphdrüsen. Sowohl Follikel, wie Follikularstränge sind von Lymphbahnen umgeben und enthalten ein blutführendes Capillarnetz. Doch existirt der Unterschied, dass der Follikel in dem Lymphraum steckt wie eine Nuss in der Schale, oder von Lymphcapillaren umstrickt wird, während in der Nierenkapsel jede flache Gewebsinsel von einem Lymphgefässe nur umrandet wird.

Was die mit musculösen Elementen versehenen Lymphgefässe anlangt, so konnte ich an der Nierenkapsel wie früher an dem

---

1) Dybkowsky, Ueber Aufsaugung und Absonderung der Pleurawand. Ludwig's Arbeiten 1866.

2) Isidor Neumann, Zur Kenntniss der Lymphgefässe der Haut. 1873.

äusseren Ohre und dem Mesenterium ein umspinnendes Netz von Blutcapillaren nachweisen und zwar sowohl an den kleineren wie an den grösseren Lymphgefässstämmchen. An vollständigen Injectionen konnte man folgendes constatiren. Zu beiden Seiten des Lymphgefässes verlaufen Blutgefässe, die durch Queranastomosen unter einander verbunden sind. Man kann unter diesen das Lymphgefäss überbrückenden Anastomosen dickere und dünnere unterscheiden (Fig. 3). Ausserdem sieht man in den meisten Fällen sehr engmaschige Capillarnetze, die das Lymphgefäss begleiten, ohne es zu umspinnen. Diese langgestreckten Capillarnetze gehören dem Gewebe selbst an (nicht der Lymphgefässwand) und entsprechen den eben beschriebenen dichten Capillarnetzen in den Gewebsinseln. Sie adaptiren sich hier dem gegebenen Raume und liegen in einem Niveau mit dem Lymphgefässe.

Ganz verschieden von diesem anliegenden engmaschigen Netze ist das umspinnende Netz. Letzteres ist nicht so dicht, viel breitmaschiger und die einzelnen Capillaren viel dünner (Fig. 4). Das umspinnende oder perilymphatische Netz entwickelt sich zum Theil aus den oben erwähnten Queranastomosen, zum Theil aus den längslaufenden Blutgefässen und anliegenden dichten Capillarnetzen.

An den Lymphgefässen der Gallenblase konnte ich ein perilymphatisches Capillarnetz nicht nachweisen. Bald war die Injection nicht vollständig, bald die Silberwirkung ungenügend, ich konnte mich nur davon überzeugen, dass die Lymphgefässe von dünnen Blutgefässen begleitet werden, die unter einander quer anastomosiren.

Andrerseits erhielt ich bei meinen Versuchen, die Lymphgefässe durch Einstich zu injiciren, sehr vollständige Injectionen, und da, soviel mir bekannt, eine genaue Beschreibung der Lymphgefässe der Gallenblase noch fehlt, so möge hier eine kurzgefasste durch ein paar Abbildungen illustrirte Beschreibung Platz finden.

In der Gallenblase sind leicht drei übereinander liegende Lymphgefässnetze zu unterscheiden. Ein für den serösen Ueberzug bestimmtes, ein zweites in der muscularis gelegenes und ein drittes die Schleimhaut versorgendes sehr engmaschiges Netz. Die Lymphgefässe der serosa verhalten sich etwas verschieden am

fundus und am Halse der Gallenblase. Am fundus besteht das Netz aus sehr breiten nahe aneinander liegenden bauchigen Röhren, die freibleibenden Zwischenräume sind daher häufig spaltförmig. Gegen den Hals zu werden diese capillaren Lymphgefässe schmächtiger, rücken mehr auseinander, das Netz wird aber breitmaschiger und geht in kleine aber schon klappenhaltige abführende Stämmchen über (Fig. 5), die ihrerseits in 1—2 grössere Stämme zusammenfliessen. Die letzteren verlaufen dem ductus cysticus entlang. Das folgende die Musculatur versorgende Lymphgefässnetz liegt zwischen den Muskelbündeln, ist verhältnissmässig breitmaschig und anastomosirt durch zahlreiche Zweige mit den in der serosa und mucosa gelegenen Lymphgefässen.

Das Lymphgefässnetz der Schleimhaut zeichnet sich an Flächenpräparaten durch unregelmässige Maschenbildung aus, der Durchmesser der einzelnen Capillaren ist ein sehr wechselnder. Schon bei Loupenvergrösserung fallen rundliche engmaschige Capillarbezirke auf, die in dem einen Falle mehr zerstreut, in dem anderen mehr oder weniger zusammengedrängt sind. Färbt man das Injectionspräparat mit Carmin, so überzeugt man sich, dass es soltitäre lymphatische Follikel sind, die von Lymphcapillaren umsponnen werden (Fig. 6). Diese Lymphfollikel kommen in der Gallenblase des Hundes in sehr verschiedener Anzahl vor und zwar sowohl bei alten wie bei jungen Thieren. Bei Katzen und Kälbern fand ich sie ebenfalls.

Das Gewebe zwischen den Follikeln enthält dickere und dünnere netzförmig verbundene Lymphröhren, von denen die dünneren der Schleimhautoberfläche näher liegen.

An dem Perioste konnte ich leider keine so vollständige Injectionen erzielen, wie sie für meine Zwecke nöthig waren, und bekam daher die perilymphatischen Capillarnetze hier nicht zu Gesicht, fand aber bipolare und multipolare Wundernetze in der tiefen mit dem Perioste verschmolzenen Fascie aus der Kniegegend beim Kalbe. Fig. 7 stellt ein mit Carminleim injicirtes bipolares Wundernetz dar, an dessen Bildung sich, wie es scheint, Arterien und Venen betheiligen.

Erklärung der Abbildungen.

Fig. 1. Nierenkapsel des Hundes: Man sieht die dunkelblauen Venen paarweise die hellblauen Arterien begleiten. Die letzteren werden häufig von venösen Queranastomosen überbrückt. Die netzförmig angeordneten weissen Strassen sind Lymphgefässe, in deren Maschen die blutführenden Capillarnetze liegen. Die Lymphgefässe werden von Blutcapillaren überbrückt, die von einer Gewebsinsel zur anderen gehen. Loupenvergrösserung 15.

Fig. 2. Ein Theil desselben Präparats mit sehr dichten Capillarnetzen. Vergrösserung 70.

Fig. 3. Nierenkapsel des Hundes: Klappenführendes Lymphgefäss von Queranastomosen überbrückt und von einem engmaschigen anliegenden Capillarnetze begleitet. Vergrösserung 90.

Fig. 4. Abführendes Lymphgefäss mit umspinnenden (perilymphatischen) Capillarnetzen und Queranastomosen. Vergrösserung 70.

Fig. 5. Lymphgefässnetz in Verbindung mit einem abführenden, klappenhaltigen Stämmchen, aus der serosa der Gallenblase des Hundes. Vergrösserung 20.

Fig. 6. Lymphgefässe der Schleimhaut der Gallenblase eines erwachsenen Hundes. a, a, a, Lymphfollikel. Schwache Vergrösserung.

Fig. 7. Bipolares rete mirabile aus der tiefen Fascie der Kniegegend beim Kalbe. Vergrösserung 70.

Nachtrag zu vorstehender Abhandlung.

Von

Professor **C. Arnstein.**

Nachträgliche Untersuchungen, die ich in Gemeinschaft mit Dr. Geberg anstellte, haben gezeigt, dass die von Herrn Alex. Dogiel injicirten engmaschigen Capillarnetze fettlosem Fettgewebe angehören. Dem entspricht auch die Configuration der einzelnen „Träubchen“ mit den sie umrahmenden Lymphgefässen. Sucht man nämlich die der sehnigen Nierenhülle aufsitzenden

Fettläppchen vorsichtig mit der Pincette zu entfernen, so isolirt man zugleich ein zusammenhängendes, dünnes Häutchen, das die in Fig. 1 abgebildeten Capillarnetze und Lymphgefässe enthält. — Die nun entblösste sehnige Nierenhülle enthält nur ein weitmaschiges Capillarnetz (Ludwig-Stricker's Handbuch p. 504). Nach Entfernung dieser sehnigen Hülle stösst man auf das gefässlose dem Nierengewebe unmittelbar aufliegende Blatt.

Die Fettkapsel ist also an der Hundeniere nur ganz rudimentär ausgebildet, indem es als dünnes, sehr gefässreiches lockeres Häutchen erscheint, das nur stellenweise durch eingelagerte Fetträubchen verdickt wird.

Dieses Häutchen injicirt sich vollständig nur, wenn man, wie es Herr Alex. Dogiel gethan hat, die Injectionsmasse sowohl durch die Nierenarterie, als durch die Nierenvene treibt. Dass sich unter solchen Bedingungen die Gefässe der Fettkapsel zum Theil durch Vermittlung von Anastomosen mit collateralen Bahnen vollständig füllen, ist eine alte bereits durch Kölliker (Gewebelehre p. 508) notirte Erfahrung.

Beiträge zur Lehre vom Bau des Zellkerns und seinen Theilungserscheinungen[1]).

Von

Dr. med. **Wilhelm Pfitzner,**

Assistent am anatomischen Institut zu Königsberg i. Pr.

Hierzu Tafel XXV.

Abschnitt I.

Ueber Kerntheilung bei Coelenteraten.

In einer früheren Arbeit (17, p. 144) habe ich auf den grossen Werth hingewiesen, den ein genaueres vergleichendes Stu-

1) Die vorliegende Arbeit war im October v. J. druckfertig gestellt.

dium der Modificationen der Karyokinese, wie sie bei den verschiedenen Abtheilungen der Thier- und Pflanzenwelt auftreten, für das Verständniss dieses so verwickelten Vorganges haben würde. Andrerseits haben die bisherigen Untersuchungen zwar ergeben, dass die Karyokinese im Grossen und Ganzen derselbe Process ist; doch bleiben, wenn auch jetzt eine viel grössere Uebereinstimmung zwischen den einzelnen Erscheinungen constatirt ist, als man vorher anzunehmen geneigt war, immerhin noch weite Lücken bestehen, zu deren Ausfüllung ich durch das Folgende glaube beitragen zu können.

Die Ergebnisse meiner hier mitgetheilten Untersuchungen sind zwiefacher Art: sie constatiren die Identität dieses Processes für eine, soviel ich weiss, hierauf noch nicht untersuchte Thierclasse, und lehren uns in Betreff der regulären Verschiedenheiten eine Zwischenstufe kennen, die namentlich den Uebergang zwischen Thier- und Pflanzenzelle vermittelt.

Da aber voraussichtlich der Druck sich etwas verzögert haben würde, so bewog mich die briefliche Mittheilung des Herrn Professor Flemming von dem demnächstigen Erscheinen seiner zusammenfassenden Arbeit über Zelltheilung dazu, diesen Aufsatz vorläufig zurückzuhalten.

Soweit ich im Folgenden die betr. Arbeit Flemming's benutzt habe, ist dies jedesmal ausdrücklich angegeben. Wo letzteres nicht der Fall ist, muss ich durchaus für meine Angaben den Character der Selbstständigkeit beanspruchen, selbst wenn, wie bisweilen, die Uebereinstimmung sich bis auf den Wortlaut erstreckt.

Wenn ich dies ausdrücklich betone, so geschieht es keineswegs in der Absicht, mit meinem hochverehrten Freunde und Lehrer in irgend welchen Puncten um die Palme der Priorität zu ringen, sondern einfach und allein aus dem Grunde, weil ich von ihm selbst weiss, dass ich ihm damit einen Dienst erweise; denn eine Bestätigung durch gleichzeitige und unabhängige Untersuchungen hat ja einen ganz anderen Werth, als eine solche auf Grund von Nachuntersuchungen.

Für die Selbstständigkeit und Unabhängigkeit der vorliegenden Arbeit kann ich einen unverwerflichen Zeugen beibringen, der mich zu dieser Berufung auf sein Zeugniss ausdrücklich autorisirt hat, nämlich Herrn Prof. Flemming selbst, dem ich, freilich aus anderweitigen Gründen, Anfang vorigen Octobers das Manuscript der vorliegenden Arbeit zugesandt hatte.

Sonstige Aenderungen hat die vorliegende Arbeit nur insofern erlitten, als ich nachträglich noch die Figuren 17, 18, 30, 33 auffand, sowie die in der inzwischen erschienenen Arbeit von Zacharias (23) enthaltenen Angaben berücksichtigen konnte.

Getreu meinem Princip, jedesmal auf's Genaueste die Untersuchungsmethoden anzugeben, vermittelst derer die mitgetheilten Resultate erzielt wurden, schicke ich Folgendes vorauf: Mehrere Exemplare von Hydra grisea, die ich der Güte des Herrn Prof. Bütschli verdanke, wurden in schwacher Chromsäurelösung gehärtet und in Calberla'scher Eiweissmasse eingebettet, mittelst des Thoma'schen Mikrotoms in Schnitte von 10 μ Dicke zerlegt. Die einzelnen Schnitte wurden mit Hämatoxylin resp. Safranin gefärbt und in Glycerin resp. Dammarlack eingebettet (vgl. auch 14, 475 sq.); oder nach den von mir (15, 292) angegebenen Goldmethoden behandelt.

Die Subtilität der zu untersuchenden Structuren machte selbst bei scharfer Färbung die ausgiebigste Benutzung aller mir zu Gebote stehenden optischen Hülfsmittel nöthig. Ich habe ausschliesslich mit Seibert XII (homogene Immersion $^1/_{12}$") gearbeitet, unter Benutzung des Abbe'schen Beleuchtungsapparates, bei Tageslicht oder mit der Seibert'schen Mikroskopirlampe, z. Th. auch in gefärbtem Licht. Bei den nachträglichen Untersuchungen habe ich mich noch mit besonderem Erfolge des von Engelmann construirten Dunkelkastens bedient. Für etwaige Nachprüfungen mache ich hierauf ausdrücklich aufmerksam.

Aus Mangel an Material habe ich meine Untersuchungen nicht auf das lebende Thier ausdehnen können — glaube allerdings auch nicht, dass man damit bei diesem Object viel wird erreichen können —. Den hierdurch bedingten Nachtheil habe ich durch eine um so sorgfältigere Kritik der gemachten Beobachtungen auszugleichen gesucht, was um so eher möglich war, als die Präparate ungemein reich an Theilungsfiguren waren.

Die beigegebenen Abbildungen sind meistens dem Ektoderm entnommen, nicht als ob ich hier die meisten Theilungsfiguren gefunden hätte, sondern weil sie hier am deutlichsten waren; bei den Entodermzellen wird die Beobachtung häufig sehr erschwert durch die im Zellleib befindlichen Einlagerungen.

An diesen Präparaten sieht man nun Folgendes:

Im Kerne sind zwei Bestandtheile zu unterscheiden, ein geformter, der die Färbung aufgenommen hat, und ein farblos gebliebener; nach Flemming's Vorgang unterscheide ich diese beiden Bestandtheile als Chromatin und Achromatin.

Das Chromatin ist beim ruhenden Kern enthalten im Kerngerüst und in den Nucleolen.

Letztere sind entschieden nicht identisch mit dem Chromatin des Gerüstwerks des ruhenden resp. dem der Fadenfigur des sich theilenden Kerns. Bei Safranin- wie bei Haematoxylinfärbung zeigen sie eine abweichende Farbennuance; bei der von mir (Bd. 15, p. 292) angegebenen Geldmethode nehmen sie regelmässig eine mehr stahlblaue Färbung an, während das übrige Chromatin deut-

lich roth erscheint; schliesslich zeigen sie sich stärker lichtbrechend. Mit dem übrigen Kerngerüst hängen sie nicht continuirlich zusammen, bleiben vielmehr stets selbstständig. Diese Gründe scheinen mir zu genügen, um ihnen eine andere chemische Constitution zuzuschreiben [1]). Wie ich weiter unten nachzuweisen suchen werde, gehen sie aller Wahrscheinlichkeit nach bei der Karyokinese in wahres Chromatin über, bilden also eine Vorstufe desselben, weshalb ich für ihre Substanz den Namen: Prochromatin wählen will.

Im Achromatin haben wir ausser der ungeformten noch eine geformte Substanz, diejenige, welche die achromatische Kernfigur ausmacht, zu unterscheiden. Bisher nur während der Kinese beobachtet, zeichnet sie sich aus durch stärkere Lichtbrechung, sowie dadurch, dass sie bei einigen Tinctionen einen leichten Grad von Färbung annimmt, wenn das übrige Achromatin noch ungefärbt bleibt. Der Bequemlichkeit halber will ich sie als Parachromatin bezeichnen [2]).

Das Chromatin bildet im ruhenden Kerne ein ungemein feinfädiges Netzwerk. Im reinen Farbenbild, besser noch in complementärfarbenem Lichte, bemerkt man eine Menge kleiner Verdickungen, die sich deutlich als Netzknoten erkennen lassen.

Gegen den Zellleib ist der Kern scharf abgesetzt, und zwar scheint die äussere Begrenzung des Chromatingerüstes mit dieser Grenze ziemlich genau zusammenzufallen (in anderen Stadien ist dies nicht der Fall; vgl. Fig. 37). Die Existenz einer chromatischen Kernmembran indessen kann ich auch für dieses Object nicht zugeben (vgl. 15, p. 296). Allerdings scheinen die Maschen in der peripheren Wandschicht etwas enger zu sein als die übrigen, und wird ausserdem der Anschein einer Membram vorgetäuscht durch die Projection des am Rande senkrecht stehen-

1) Womit auch Flemming (11, 158 sq.) übereinstimmt.

2) Flemming hat in seiner neuesten Arbeit sich bequemt, aus Opportunitätsrücksichten für Achromatin die ältere Bezeichnung „Kernsaft" wieder anzunehmen. Ich kann mich nicht überwinden, diesen mir durchaus ungeeignet erscheinenden Namen anzuwenden, und will lieber, so leid es mir thut, die Zahl der Benennungen noch vermehren zu müssen, für die nichtfärbbare Substanz des Kerns die Bezeichnung Achromatin beibehalten und hiervon als besondere Abart die Substanz der Spindelfasern als Parachromatin unterscheiden.

den Maschenwerks — hier fallen die einzelnen Fadenabschnitte in Bezug auf die Sehaxe genau aufeinander und verstärken dadurch den optischen Eindruck — jedes ähnliche Flechtwerk muss unter diesen Umständen den Anschein einer doppeltcontourirten Grenzschicht bewirken. — Immerhin ist es aber nur ein Maschenwerk mit deutlichen Verdickungen, aus dem sich Stränge in das Innere des Kerns fortsetzen. Da ausserdem nichts dafür spricht, dass diese wandständige Schicht eine besondere Modification des Chromatins sei, so muss ich die Aufstellung einer „chromatischen Kernmembran s. str." als sowohl in morphologischer wie in physiologischer Beziehung durchaus unmotivirt erklären und kann auch eine (chromatische) „Kernwand" oder dergl. nur als topographische Bezeichnung zulassen [1]).

Die Nucleolen liegen im Kernnetz, wahrscheinlich frei in den Maschen desselben. Sie sind stets rundlich und scharf abgegrenzt, zeigen nie Ausläufer, die in das Chromatingerüst übergehen [2]); sie liegen vielmehr im Kern wie ein Fetttröpfchen oder ein Chlorophyllkorn im Zellleib. Seltener mehrfach, meistens nur einfach vorhanden erreichen sie im letzteren Falle eine recht beträchtliche Grösse (s. Abbildungen) [3]).

Das Achromatin füllt den vom Chromatin freigelassenen Raum aus, nimmt folglich auch an der äusseren Begrenzung des Kerns theil, da es die Lücken der wandständigen Chromatinschicht ausfüllt. Höchst wahrscheinlich fällt sogar ihm allein die Aufgabe

---

1) Womit auch Flemming (11, 116 sq.) im Wesentlichen übereinstimmt.

2) Retzius (19, 139, 142) lässt die Nucleolen sich stets durch Ausläufer in das Chromatinnetz fortsetzen. Ich habe mich bei allen bisher untersuchten Objecten stets nur vom stricten Gegentheil überzeugen können, u. a. auch beim erwachsenen Triton (Tritonlarven, die Retzius untersuchte, standen mir leider nicht zu Gebote); Hydra ist in dieser Beziehung das günstigste Object. — Die Nucleolen entstehen auch nicht als Netzknoten, worüber unten mehr. — Vgl. Flemming (11, 138 sq.).

3) Von besonderen Structuren innerhalb der Nucleolen (Nucleoloi u. dergl.) habe ich zwar nicht einmal Andeutungen wahrgenommen, will aber damit keineswegs behaupten, dass derartiges nicht möglicherweise dennoch vorhanden sein kann. — Ebenfalls habe ich bei diesem Object ausser ev. Grössenunterschieden nichts gefunden, was mich hätte berechtigen können, die im einzelnen Kerne enthaltenen Nucleolen besonders einzutheilen, in Haupt- und Nebennucleolen oder dergl.

zu, die Begrenzung des Kerns gegen den Zellleib zu bilden, doch konnte ich dies für den ruhenden Kern bei diesem Object nicht mit Sicherheit feststellen (für den sich theilenden Kern ist es zweifellos, worüber unten mehr). Alsdann haben wir eine ausserhalb des Chromatingerüstes gelegene Achromatinschicht, wir könnten also schon eher von einer achromatischen als von einer chromatischen Kernmembram reden, da wir es hier wenigstens mit einer continuirlichen Schicht zu thun haben, was bei letzterer nicht der Fall ist. Indessen, wenn auch eine scharfe äussere Contour vorhanden ist, so fehlt doch die entsprechende innere, da diese Schicht sich durch die Maschen des Chromatingerüstes hindurch continuirlich in das Innere des Kerns fortsetzt. Wenn es daher erforderlich sein sollte, für diese Schicht eine besondere Bezeichnung einzuführen, so würde ich den Namen: „achromatische Kernmembran" ebenfalls verwerfen, da wir mit dem Worte „Membran" einen ganz bestimmten, hier absolut unzutreffenden Begriff verbinden, und könnte nur eine rein topographische Bezeichnung, z. B. „achromatische Grenzschicht", zulässig finden.

Etwas anderes wäre es, wenn diese Grenzschicht aus einer besonderen Modification des Achromatins gebildet würde, und es sprechen allerdings einige Umstände für eine derartige Annahme, dass nämlich ausser der achromatischen Grenzschicht noch eine wirkliche parachromatische Kernmembran im eigentlichen Sinne des Wortes bestehe. Näheres hierüber, sowie über eine weitere „Kernmembran", die aber in Wirklichkeit dem Zellleib angehört, findet sich im Abschnitt II angegeben.

Das Achromatin erscheint bei den jetzigen optischen Hülfsmitteln, soweit sie mir zu Gebote standen, vollständig homogen und structurlos, und bleibt bei scharfen Kerntinctionen vollständig ungefärbt.

Von Parachromatin war beim ruhenden Kerne nichts wahrzunehmen — ich komme auf diesen Punct später noch wieder zurück. — Die während der Karyokinese auftretenden Fäden erschienen mir, wie ich hier vorweg nehmen will, nicht homogen, sondern sehr fein und unregelmässig granulirt; wieweit dies vollständig artificiell (Gerinnungserscheinung oder dergleichen) war oder auf vitaler Präformation beruhte, muss ich vorläufig unentschieden lassen.

Das Mengenverhältniss der einzelnen Kernbestandtheile ist bei diesem Object ein wesentlich anderes als bei den Geweben der Wirbelthiere und erinnert mehr an die Verhältnisse, wie sie bei

der thierischen Eizelle und zum Theil im Pflanzenreiche bestehen: der Kern enthält bedeutend weniger Chromatin und dementsprechend mehr Achromatin, ebenfalls auch mehr Prochromatin als bei jenen. Wie wir weiter unten sehen werden, ist dieser Umstand von nicht geringer, möglicherweise sogar von fundamentaler Bedeutung. Für den ruhenden Kern hat er zur Folge, dass derselbe sehr blass erscheint, selbst bei wohlgelungener Kernfärbung. Dem grossen lebhaft gefärbten Kern gegenüber erscheint er fast farblos, nur das Farbenbild des Abbe'schen Apparates vermag uns die gesättigte Färbung des äusserst feinfädigen Kerngerüstes zu zeigen.

Soweit über den ruhenden Kern; gehen wir nunmehr zu den Theilungserscheinungen über.

Ich muss dabei den Anfang machen mit der Betrachtung des Verhaltens eines Gebildes, dem man früher bei der — jetzt als die „directe" bezeichneten — Kerntheilung die Initiative zuschrieb; während man jetzt längst seine Unwichtigkeit [1]) eingesehen hat: dem Nucleolus. Bekanntlich lautet das Remak'sche Schema der Kerntheilung [2]):

1) Das Kernkörperchen verdoppelt sich durch Theilung.

2) Der Kern zerschnürt sich in zwei Theile mit je einem Kernkörperchen.

3) Die Zelle zerschnürt sich in zwei Theile mit je einem der Kerne.

Bei dem vorliegenden Objecte scheint bei oberflächlicher Betrachtung der Nucleolus sich wirklich in ähnlicher Weise direct an der Kerntheilung zu betheiligen; in früherer Zeit hätte man wahrscheinlich dieses Object unbedenklich als Beweis für die Richtigkeit des obigen Schemas angeführt. Wir beobachten nämlich Folgendes:

Der Nucleolus erreicht im ruhenden Kern eine bedeutende Grösse. Er ist alsdann nur in der Einzahl vorhanden, ist drehrund, seltener oval und liegt im Mittelpuncte des Kernes (Fig. 1). Tief gefärbt inmitten des blassen Kernes liegend, möchte man ihn zuerst fast für den Kern selbst halten; Kern mit Nucleolus gibt

---

1) Allerdings hat noch vor zwei Jahren Blochmann (4, 133) festgestellt, dass aus ihm die „Kernplattenelemente", also die chromatische Figur, hervorgehen. Ueber die Bedeutung dieser wichtigen Entdeckung siehe Abtheilung II.

2) Nach Flemming (9, 1).

ein Bild, welches lebhaft an die kernhaltigen rothen Blutzellen der Amphibien erinnert. Dies scheint sozusagen das tiefste Ruhestadium des Kerns anzuzeigen; alle Abweichungen hiervon weisen auf beginnende oder endende Karyokinese hin.

Der Nucleolus liegt bisweilen mehr oder minder excentrisch (Fig. 2). Alsdann ist er fast ausnahmslos kleiner; die grössten liegen immer genau im Mittelpuncte des Kerns.

Formveränderung und Anzahlvermehrung scheinen in directem Zusammenhange zu stehen. Man sieht den Kern länglich werden (Fig. 3); aus Ei- oder Stäbchenform in Bisquitform übergehen (Fig. 4); er bildet zwei Kugeln, die nur durch eine immer schmäler werdende Brücke zusammenhängen (Fig. 5, 6); schliesslich sind zwei getrennte, wieder kugelrunde Nucleolen vorhanden (Fig. 7), die bisweilen auch verschiedener Grösse sind (Fig. 7a, 7b).

Wir haben somit eine tadellose Reihe von Zwischenformen für eine Zweitheilung des Nucleolus. Indessen genügt das blosse Auffinden von Zwischenformen nicht, um eine factische Reihenfolge constatiren zu können; ihr Vorkommen könnte ebensogut ein zufälliges, d. h. von anderen als den hier angenommenen Ursachen abhängig sein. Ich bin nun nicht abgeneigt, einen genetischen Zusammenhang anzunehmen; indessen vermuthe ich, dass der Process in entgegengesetzter Richtung verläuft.

Gerade dieses Verhalten des Nucleolus ist ein treffliches Beispiel dafür, wie vorsichtig man in der Deutung von Uebergangsformen sein muss, so lange man die zeitliche Reihenfolge nicht durch directe Beobachtungen controlliren kann; und deshalb halte ich es nicht für überflüssig, diesem für die Karyokinese ziemlich unwichtigen Vorgange eine so ausführliche Besprechung zu widmen.

Bei den Anfangsstadien der Karyokinese fand ich nur einen Nucleolus — unter den vielen Fällen waren nur in einem einzigen (Fig. 9) zwei vorhanden; — in den Endstadien — Rückkehr der Tochterkerne zum Ruhestadium — waren dagegen stets mehrere vorhanden. In einem gewissen Stadium, wo die Nucleolenbildung beginnt, ist eine ganze Anzahl vorhanden; jemehr sich der Tochterkern dem Ruhestadium nähert, desto mehr vermindert sich die Zahl unter gleichzeitiger bedeutender Grössenzunahme der übriggebliebenen, bis für das ausgesprochenste Ruhestadium das Vorhandensein eines einzigen grossen central gelegenen Nucleolus geradezu typisch wird. Das Nähere wird sich aus der unten folgenden Beschreibung der Karyokinese ergeben; ich habe hier nur

vorwegnehmen müssen, dass wir es bei den erwähnten Zwischenformen aller Wahrscheinlichkeit nach mit einem Verschmelzen der multipel angelegten Nucleolen und nicht mit einer Theilung zu thun haben.

Im Uebrigen spielt auch der Nucleolus bei der Kerntheilung eine sehr untergeordnete Rolle. Da er ziemlich gross ist und wohl eben deshalb später verschwindet — welcher Umstand gerade dies Object so geeignet macht sein Verhalten zu studiren — als bei den höheren Thieren, so dürfen wir auch nicht annehmen, dass er etwa dadurch, dass er sich im Kerne auflöst, diesem die Anregung zur Kinese gibt; welche Ansicht sein Verhalten in den Geweben der Wirbelthiere nahelegen könnte. Mir wenigstens scheint sein ganzes Verhalten zweifellos darauf hinzudeuten, dass er bei der Karyokinese nur eine rein passive Rolle spielt, nämlich die eines aufgespeicherten Nahrungsmaterials zur Neubildung von Chromatin.

Wenden wir uns nun zur Betrachtung des Verhaltens der übrigen Kernbestandtheile.

Hätten wir es hier nicht theilweise mit Abweichungen von dem bisher bekannten Typus der karyokinetischen Veränderungen des Kerns zu thun, so würde die einfache Mittheilung, dass ich die verschiedenen Formen aufzufinden vermochte, in der Hauptsache genügen. Sobald aber solche Abweichungen bestehen, namentlich gegenüber den Zellkernen der Wirbelthiergewebe, die bisher allein mit einigermaassen ausreichender Genauigkeit erforscht sind; und wenn man ferner aus Mangel an direct am lebenden Thiere angestellten Beobachtungen auf Analogieschlüsse angewiesen ist, so ist eine strengere und sorgfältigere Beweisführung unumgänglich erforderlich. Im Folgenden soll letztere hauptsächlich auf dem continuirlichen Zusammenhang der einzelnen Zwischenformen basiren. Ist der Vorrath an Zwischenformen tadellos und sind sämmtliche Formen so wohlausgeprägt, dass eine Verwechslung zwischen fernstehenden ausgeschlossen ist; schliesst sich die Kette sämmtlicher Uebergangsformen zu einem in sich selbst zurücklaufenden Ringe, und lassen sich alle beobachteten Formen ohne Zwang in diesen Ring einfügen: so ist die Bahn festgestellt und es fragt sich nur noch, in welcher Richtung sie durchlaufen wird. Treffen wir dann aber eine zweifellose Uebereinstimmung der Hauptformen mit bereits bekannten und festgestellten an, so dürften die Angaben auch in diesem Puncte keiner Beanstandung ausgesetzt sein.

Den Ausgangspunct nehmen wir von jenem Stadium, das ich oben als das der tiefsten Ruhe bezeichnet habe — richtiger würde man es wohl das der Theilungsreife nennen. Seine Kennzeichen sind: Das Chromatingerüst hat seine grösste räumliche Aus-

dehnung[1]) erreicht, und damit gleichzeitig die grösste Feinheit seiner Fäden und die complicirteste Anordnung seines Maschenwerks. Der Nucleolus hat ebenfalls sein Grössenmaximum erreicht, ist einfach vorhanden, kugelrund, und liegt im Mittelpuncte des Kerns.

Aus diesem Zustande entwickelt sich die Karyokinese in folgender Weise:

Im Innern des Kerns treten Verdickungen des Chromatinnetzes auf, gerade wie bei Salamandra (15, p. 298), aber in viel auffälligerer Weise, indem in dem fast unmessbar feinen Netzwerke gleich ziemlich derbe Fadenabschnitte angelegt werden. Diese Verdickungen treten an mehreren Stellen gleichzeitig oder doch wenigstens ohne directen Zusammenhang auf; sie scheinen nicht an einen bestimmten Ort gebunden zu sein, und wenn sie auch regelmässig zuerst mehr im Innern des Kerns, also entfernt von der „Kernwand", auftreten, so gehen sie doch ebensowenig vom Nucleolus aus, von dem sie anfangs meistens nicht unbedeutend entfernt blieben (Fig. 8). Der Nucleolus wird nichtsdestoweniger sofort zusehends kleiner. Diese Verdickungen nehmen an Länge zu, vereinigen sich, und bilden so ein dickfädiges Fadenwerk im Innern des Kerns, das den bedeutend verkleinerten, aber immer noch gut erkennbaren und durchaus selbstständig gebliebenen Nucleolus einschliesst (Fig. 10). Ausserhalb und zwischen diesen verdickten Fadenabschnitten hat das Kerngerüst noch seine Feinfädigkeit bewahrt, auch die (chromatische) „Kernmembran" hat ihr Aussehen noch nicht geändert. Indem der Process aber weiter fortschreitet, wird allmählig der ganze Ueberrest an feinfädigem Netzwerk in das dickfädige einbezogen (Fig. 11); der Nucleolus ist verschwunden, die chromatische Kernwand gleichfalls, und doch besteht noch eine scharfe Abgrenzung des Kerns nach aussen hin, eine scharfe Linie zwischen Zellleib und Achromatin, welches letztere jetzt wenigstens der einzige Kernbestandtheil ist, der mit ersterem in directer Berührung steht (wie bereits gesagt, ist dies möglicherweise immer der Fall).

Weiterhin treffen wir die allbekannten Formen der Karyoki-

1) Den Maassstab geben die Kerne gleich grosser und unter gleichen Bedingungen stehender Zellen ab. Concrete Zahlen lassen sich natürlich nicht angeben, was auch für die Abbildungen zu berücksichtigen ist.



nese wieder. Das so feinfädige Gerüst des ruhenden Kerns hat sich zu einem dickfädigen Knäuel umgeordnet, dessen Windungen, entsprechend dem enormen Unterschied in der Fadendicke der beiden Formen, sehr locker angeordnet sind (Fig. 12. 13). Besonders häufig kommt es zur Ausbildung einer ausgesprochenen „Kranzform“ (Fig. 14. 15). Um diese Zeit herum pflegt die (achromatische) Kerngrenze undeutlich zu werden (indessen sieht man sie bisweilen noch in viel späteren Stadien, worüber unten mehr).

Das nächste Stadium ist das der Segmentation, i. e. des Zerfalls des bis dahin einheitlichen Chromatinfadens in eine Anzahl getrennter Abschnitte.

Bei grossen Kernfiguren wie bei Salamandra sieht man die Segmentation am deutlichsten in der Kranzform als „Durchreissen der peripheren Schlingen“. Dass sie schon in der Knäuelform und zwar nicht gerade als „Durchreissen der peripheren Schlingen“ vorkommen kann, ist selbst dort schwierig festzustellen. Da letzteres indessen, wie Flemming (7, 198 seq.) nachgewiesen hat, und wovon ich mich später selbst überzeugte, unbestreitbar ist, so kann man der Kranzform nicht mehr eine solche Bedeutung für die Segmentation zuschreiben, wie ich früher gethan. — Eine Art Kranzform kommt fast immer vor, insofern gegen die Zeit der Segmentation im Innern des Kerns ein von Chromatinfäden freier Raum vorhanden ist; die eigentliche Kranzform scheint nur eine besonders regelmässige Form dieses Stadiums zu sein, die dann zu Stande kommt — man kann vielleicht sagen: kommen muss — wenn die Segmentation sich verzögert.

Tritt die Segmentation bereits im eigentlichen Knäuel auf, so kann es natürlich nicht zur Kranzbildung kommen; wenn die Segmentation aber in einer regelrechten Kranzform stattfindet, tritt sie dann stets als „Durchreissen der peripheren Schlingen“ auf? Ich möchte es nach den Salamandrabildern fast glauben. Bei dem vorliegenden Objecte würde sich die Frage entscheiden lassen — die Kranzform tritt hier so häufig auf, dass man sie fast für typisch halten könnte — wären nicht die Kernfiguren so klein, dass die mir zu Gebote stehenden optischen Hülfsmittel mich im Stiche liessen. Ich stehe nicht an einzuräumen, dass ich Beginn und Verlauf der Segmentation bei diesem Objecte nie mit Sicherheit constatiren konnte. In den sonst so deutlichen Kranzformen (Fig. 14. 15) liess sich nicht entscheiden, ob die Segmentation schon begonnen hatte; was ich sah, sprach dafür, dass einige peripheren Schlingen durchgerissen waren, ich blieb indessen selbst zweifelhaft. Ebenso schien mir in der Knäuelform bei Fig. 12 die Segmentation schon begonnen zu haben, bei Fig. 13 schon fast vollendet zu sein — indessen konnten hier die anscheinenden Continuitätstrennungen erst recht durch Aenderungen im Fadenverlaufe vorgetäuscht sein[1]).

1) Ob ein Faden wirklich frei aufhört oder ob nur eine Umbiegung

Dass überhaupt eine Segmentation vorkommt, wenn ich sie auch wegen der Kleinheit des Objectes nicht mit Sicherheit betrachten konnte, ergibt sich aus dem folgenden Stadium; unter welcher Form und zu welchem Zeitpuncte sie auftritt, müssen weitere Untersuchungen ergeben.

Das nächste Stadium ist die (monocentrische) „Sternform“: Schlingenscheitel central, Schlingenschenkel radiär gerichtet (Fig. 16—19 Polansicht, Fig. 20—22 Seitenansicht). Die Medusenform (Fig. 19) ist wohl eine Modification, die mit der Entstehung aus der Knäuel- (nicht Kranz-)form zusammenhängt [1]).

Die „Aequatorialplatte“: Schlingenscheitel nach den Polen, freie Enden nach dem Aequator gerichtet (Fig. 24—26) fand ich am häufigsten von allen Formen. Die „Systolen“, welche nach Analogie der bei lebenden Objecten gemachten Beobachtungen von der Sternform in die Aequatorialplatte hinüberführen, sehen wir durch Formen wie Fig. 20—22 [2]) repräsentirt.

Mit der Aequatorialplatte ist die Trennung des Kerns in zwei Hälften der Hauptsache nach vollendet. Die beiden Hälften der Platte rücken auseinander (Fig. 27—30); die Zelle zeigt eine deutliche Einschnürung am Aequator (Fig. 31—33); die getrennten Segmente vereinigen sich wieder (Fig. 31—33); die Trennung des Zellleibs wird vollständig (Fig. 34).

Bevor ich zur Betrachtung des weiteren Verhaltens der Tochterkerne übergehe, muss ich noch einiges über das Verhalten des Achromatins nachholen.

Wie gesagt, ist in der Regel nur in den Anfangsstadien das Achromatin durch eine scharfe Grenze gegen den Zellleib abgesetzt. Wenn dieser aber auch späterhin undeutlich wird, so ist damit noch keineswegs gesagt, dass jetzt eine Vermengung des

---

vorliegt, lässt sich häufig ziemlich genau nach dem optischen Verhalten feststellen: die Umbiegung bewirkt eine scheinbare Verdickung, während letztere bei wirklich freien Enden fehlt (ausgenommen als Reagentienwirkung).

1) Bei Salamandra habe ich gelegentlich genau dieselbe Figur gefunden.

2) Für eine blosse Seitenansicht eines regulären Sterns sind sie doch wohl zu flach (besonders Fig. 22), auch haben wir es hier keineswegs mit besonders abgeplatteten Zellen zu thun. Eine gute Seitenansicht eines nicht abgeflachten Sterns habe ich leider nicht auffinden können. Dass Fig. 16—19 dagegen nicht abgeflacht waren, liess sich vermittelst der Mikrometerschraube feststellen.

Achromatins mit dem übrigen Zellinhalte auftritt; vielmehr spricht der Umstand, dass wenigstens das Centrum der Kernfigur bei trüber Beschaffenheit des Zellprotoplasmas klar erscheint, und meistens sogar ein klarer Hohlraum, grösser als die Kernfigur, durch eine mehr oder minder scharfe Grenze sich vom trüberen Zellprotoplasma abhebt, dafür, dass in Wirklichkeit eine solche Vermengung nicht eintritt. Bisweilen wird sogar noch im Stadium der Aequatorialplatte (Fig. 25) eine deutlich ausgeprägte Grenze beobachtet, und auch bei den Tochterformen tritt mitunter schon sehr früh wieder eine scharfe Abgrenzung des Gesammtkerns gegen den Zellleib auf (Fig. 32).

Die ersten Andeutungen einer achromatischen Fadenfigur habe ich in der Kranzform gefunden (Fig. 14. 15). Sie liegt hier innerhalb der Chromatinfigur; ausserhalb derselben habe ich in diesem Stadium nichts wahrnehmen können, was möglicherweise dahin zu rechnen wäre. In früheren Stadien hatte man sie deshalb auch nicht wahrnehmen können, wenigstens bei diesem Objecte, auch wenn sie wirklich vorhanden wäre, wie sich ohne Weiteres ergibt, wenn man den complicirten Aufbau der Chromatinfigur berücksichtigt. Ich will deshalb auch keineswegs behaupten, dass sie erst in der Kranzform auftritt; nur ermöglichen hier zuerst die physikalischen Bedingungen ihre Beobachtung, wenngleich ihr Auffinden selbst hier noch häufig sehr erschwert ist.

Die achromatische Figur ist in der Kranzform monocentrisch, und zwar in der Weise angeordnet, dass ihre Strahlen von einem im Mittelpuncte des Kerns gelegenen Puncte nach den centralen Umbiegungen der Kernfigur ausgespannt sind (Fig. 14, 15).

In der Sternform ordnet sie sich dicentrisch [1]). Von den beiden neuen Centren, den sog. Polen [2]) aus gehen sie radiär,

1) In Fig. 19, die ich ja auch als ein frühes Stadium der Sternform ansehe, schien die achromatische Figur noch monocentrisch zu sein, d. h. die achromatischen Fäden schienen sämmtlich in einem Puncte zusammenzulaufen, der in der Mitte zwischen der höchsten und der tiefsten Einstellung auf die chromatische Figur lag. Bei der Enge des mittleren Raums will ich aber die Möglichkeit zugeben, dass hier eine optische Täuschung vorlag und dass bereits eine wirkliche dicentrische Spindel, deren Pole noch ziemlich nahe bei einander lagen, vorhanden war — was ich für Figur 14—15 indessen entschieden bestreite.

2) Ich habe in keinem Stadium Gebilde beobachtet, die ich als „Pol-

doch nicht immer geradlinig, sondern bisweilen etwas nach aussen convex, zu den Elementen des Sterns resp. der Aequatorialplatte[1]).

Rücken nun die beiden Hälften der Aequatorialplatte auseinander, so gewinnt die achromatische Figur eine andere Anordnung. Wir beobachten jetzt zwei Radiensysteme, deren Mittelpuncte die „Pole" bilden, sowie eine dritte Abtheilung Fäden, die — ziemlich parallel — zwischen den beiden Kernhälften ausgespannt sind (Fig. 29. 30); wobei ich unentschieden lassen muss, ob diese einzelnen Abschnitte aus distincten oder aus continuirlich von Pol zu Pol verlaufenden Fäden gebildet werden, wenngleich ich mich aus verschiedenen Gründen mehr zur ersteren Ansicht hinneige.

Einzig in diesem Stadium konnte ich einmal deutlich wahrnehmen, wie die Radiensysteme in der Aequatorialebene seitlich über den Rand der Kernfigur hinausragten; sie gingen sowohl an den Kernhälften seitlich vorbei, als auch über die Mittellinie hinaus (Fig. 29). Die Verhältnisse lagen für die Beobachtung besonders günstig, die achromatische Figur war sehr scharf und die Theilungsaxe verlief genau horizontal. Man kann zwei von den Polen ausgehende radiäre Systeme und ein zwischen beiden Kernhälften ausgespanntes paralleles unterscheiden. Die Strahlen der beiden radiären Systeme greifen unter deutlichen spitzwinkligen Kreuzungen in der Aequatorialgegend über die Mittellinie hinüber. Ich muss gestehen, dass mir die Figur unverständlich geblieben ist; optische Täuschungen glaube ich ausschliessen zu können.

Je weiter die Kernhälften auseinanderrücken, desto kürzer werden die Strahlen der beiden radiären Systeme, bis sie schliesslich dem Blicke entschwinden. Man darf dies wohl so ausdrücken: die Kernhälften rücken soweit auseinander, bis sie an die Stelle der Pole, die eine (relativ) feste Lage haben, gelangt sind; alsdann ist natürlich von den radiären Systemen nichts mehr zu sehen, da sie (grösstentheils oder ganz) innerhalb der immer complicirter werdenden chromatischen Tochterfigur liegen.

---

körperchen" hätte ansprechen können — obgleich sie mir bei Fig. 20 u. 24 schwerlich hätten entgehen können; sie müssen daher wohl bei diesem Objecte sehr klein sein oder (häufig oder immer) gänzlich fehlen.

1) Für letzteres sprechen wenigstens alle Ansichten, bei denen die Polaxe genau in der Ebene des Gesichtsfeldes lag (Fig. 22. 26); man sieht dann nie Radien die Aequatorialplatte seitlich überragen. Wenn die Axe mehr oder weniger schräge verläuft (Fig. 20. 24, vielleicht auch 25), bekommt man allerdings andere Bilder, die aber der Natur der Sache nach nichts beweisen können.

Nur die zwischen den beiden Kernhälften liegenden achromatischen Fäden (ich will sie als die intermediären von den radiären unterscheiden) sind noch deutlich zu erkennen (Fig. 31—33). Obgleich sich die Zelle jetzt einzuschnüren beginnt, weisen diese intermediären Fäden keine Spur von Verdickungen, Continuitätstrennungen oder irgendwelchen anderen Differenzirungen in der Aequatorialebene auf; vielmehr tritt eine eigenthümliche Lageveränderung auf: die Fäden rücken in der Mitte zusammen, sodass die achromatische Figur sanduhrförmig wird, bis sie zuletzt zwei vollständige, nur mit ihren Spitzen zusammenstossende Kegel bildet (Fig. 33). — Wie sie sich bei und nach der Durchschnürung verhält, habe ich nicht ermitteln können; nach vollendeter Durchschnürung ist sie eben spurlos verschwunden (Fig. 34).

Ich habe nichts beschrieben oder abgebildet, was ich nicht mit zweifelloser Deutlichkeit gesehen — muss aber ausdrückliche Verwahrung dagegen einlegen, wenn jemand meinen negativen Befunden eine positive Deutung unterlegen wollte. In Fig. 16—18 hinderte die Enge resp. Kleinheit der Chromatinfigur, von achromatischen Fadensystemen mehr als schwache Andeutungen zu sehen; bei Fig. 19 lagen die Verhältnisse schon günstiger. Bei Fig. 21. 23. 27 waren die Verhältnisse zu ungünstig, um überhaupt achromatische Fäden wahrzunehmen; bei Fig. 28 war nur das intermediäre, nicht aber die, höchst wahrscheinlich noch ausserhalb der Chromatinfigur gelegenen, radiären Systeme zu erkennen. Dagegen hätten bei Fig. 34 ausserhalb der Chromatinfigur gelegene achromatische Fäden der Beobachtung kaum entgehen können.

Ich kehre nunmehr zur chromatischen Kernfigur zurück. Nach vollendeter Zelltheilung besitzt der Tochterkern Knäuelform. Die noch ziemlich derben Fäden werden forwährend feiner und gehen allmählig in Gerüstform über; anfangs sind noch dickere Abschnitte sichtbar (Fig. 35), die sich immer mehr vermindern (Fig. 36), bis schliesslich das ungemein zarte Netzwerk des ruhenden Kernes wieder erreicht ist. Innerhalb desselben heben sich immer deutlicher eine Anzahl Körnchen von dem sonst so regelmässigen Netzwerk ab (Fig. 37) und bekunden sich, unter Abnahme der Anzahl fortwährend an Grösse zunehmend (Fig. 38), ihrem optischen und chemisch-physikalischen Verhalten nach als wahre Nucleolen. Sie sind von Anfang an deutlich von den „Netzknoten“ zu unterscheiden, sind stets gegen das Chromatingerüst scharf abgesetzt und stehen somit von Anfang an ebenso vollständig da wie später.

Es erübrigt noch, den Beweis für die Richtigkeit der angenommenen Reihenfolge der einzelnen Formen beizubringen.

Als erste Normale habe ich die Beobachtung benutzt, dass die einzelnen Kernfiguren in demselben Stadium unter gleichen Verhältnissen — i. e. gleiche Zellengrösse und gleiche Lage im Organismus — gleiche lineare Ausdehnung nach den drei Hauptdimensionen aufweisen. Weitere Normalen ergaben die Dickenverhältnisse der chromatischen Fäden, das Verhalten der Nucleoli, der achromatischen Figur, des Zellleibs etc. Jede dieser Normalen aber controllirte wieder die andere; und stimmten so die Beobachtungsreihen sowohl unter sich als auch mit den bei anderen, lebend beobachteten, Objecten gewonnenen überein — basirten sie ferner auf die Beobachtung einer so überaus reichen Anzahl von Kerntheilungsfiguren, so dürfte wohl kaum noch etwas gegen die Richtigkeit der angenommenen Reihenfolge einzuwenden sein.

1) Die lineare Ausdehnung der Chromatinfigur. Dieselbe nimmt in ganz überraschendem Maasse beim Beginne der Karyokinese ab und gegen das Ende derselben wieder zu (s. unten).

2) Die Dicke der chromatischen Fäden. Zur Zeit des Ruhestadiums erreicht dieselbe ihre grösste Feinheit. Mit Beginn der Karyokinese tritt hierin eine plötzliche Aenderung ein durch das Auftreten sehr dicker Fadenabschnitte, wie oben geschildert. Späterhin hat sie wieder abgenommen, und damit komme ich auf einen Punct, den ich bisher noch nicht berührt habe: die Längsspaltung.

Meine optischen Hülfsmittel erwiesen sich lange als nicht ausreichend, um einen derartigen Process bei diesem wegen seiner Kleinheit so ungünstigen Object beobachten zu können. Bisweilen glaubte ich ihn wahrzunehmen — so bei Fig. 16 — doch war der Verdacht einer Täuschung nicht auszuschliessen. Immerhin wies die in der Aequatorialplatte vorhandene verminderte Dicke und vermehrte Anzahl der Segmente darauf hin, dass ein solcher Process stattgefunden habe. — Erst nachträglich gelang es mir, eine Figur aufzufinden, bei der die Längsspaltung unverkennbar war (Fig. 18). Dass die Längsspaltung so selten wahrnehmbar ist, beruht auch vielleicht zum Theil darauf, dass, wie Flemming (11, 215) nachweist, die gespaltenen Strahlen infolge Reagentienwirkung leicht wieder verkleben (dies dürfte z. B. gerade bei der besonders dickstrahligen Figur 17 stattgefunden haben).

Trotz der hierdurch gegebenen Verminderung der Fadendicke [1]) kann man die chromatische Figur noch als dickfädig bezeichnen; doch nimmt von nun an [2]) die Dicke des Fadens im ganzen Bereiche der Figur allmählich und ziemlich gleichmässig ab, bis der Kern zum Ruhestadium zurückgekehrt ist.

3) Der Nucleolus ist im Ruhestadium einfach vorhanden und sehr gross, und wird im Beginn der Karyokinese allmählig aufgezehrt. In den Tochterkernen wird eine grosse Anzahl angelegt, aus der unter fortwährender Verschmelzung wieder ein einziger hervorgeht.

Man kann die Anfangs- und Endformen nicht leicht verwechseln: bei letzteren gleichmässige Fadendicke, bei ersteren Vorhandensein auffallend dicker Fadenabschnitte inmitten eines im Uebrigen sehr feinfädigen Netzwerkes. Sehen wir also das Auftreten besonders dicker Fadenabschnitte stets mit der Einzahl des Nucleolus verbunden (Ausnahme s. oben), dagegen in sonst ähnlichen Kernen Zahlvermehrung der Nucleoli mit gleichmässiger Zunahme der Fadendicke und Verminderung der linearen Ausdehnung der Kernfigur Hand in Hand gehen, so dürfen wir wohl die Zwischenformen Fig. 1—7 als Belege für eine Verschmelzung und nicht für eine Theilung der Nucleoli ansehen.

Für die Beurtheilung der mittleren Stadien war ich haupt-

---

1) Eigentlich nicht im Verhältniss $1 : {}^1/_2$, sondern $1 : \sqrt{0{,}5} = 1 : 0{,}707$, oder $1 : \sqrt[3]{0{,}5} = 1 : 0{,}794$ (unter Annahme gleichbleibender Chromatinmenge) je nachdem man die Chromatinfäden oder die Chromatinkugeln sich halbiren lässt. Dabei ist jedoch zu berücksichtigen, dass der Kernfaden gegen die Zeit der Längsspaltung nicht drehrund, sondern bandartig ist, entsprechend seiner Zusammensetzung aus zwei Kugelreihen; man sieht dies deutlich, wenn zufällig das freie Ende ein wenig aufwärts gebogen ist: der Durchschnitt erscheint dann oval und lässt zwei neben einander gelagerte Körnchen erkennen. Je nachdem der breite oder der schmale Durchmesser dem Auge zugekehrt ist, erscheint der Faden in den verschiedenen Windungen bald dicker, bald dünner (natürlich auch in dem einen Falle aus einer einfachen, in dem anderen aus einer doppelten Körnchenreihe zusammengesetzt), sodass, wenn wir die anscheinend dicksten Fäden berücksichtigen, in Wirklichkeit doch das Verhältniss $1 : {}^1/_2$ resultirt.

2) Flemming (11, 236) macht darauf aufmerksam, dass sie nach der Längsspaltung noch eine Zeit lang wieder zunimmt. Ich muss die Richtigkeit dieser Beobachtung, die ich früher unbeachtet gelassen, zugeben; die Dickenabnahme beginnt in Wirklichkeit erst in dem Tochterknäuelstadium.



sächlich auf Analogien angewiesen, was ja bei so wohlausgeprägten Formen auch kein Bedenken hat; nebenbei konnten oft noch die beiden ersten Normalen benutzt werden.

Den grössten Theil der Kernfiguren konnte ich so ohne Schwierigkeit deuten; manche freilich blieben zweifelhaft. Um dies an der Hand der beigegebenen Abbildungen zu erläutern, so sind wohl Fig. 8—10 zweifellos Anfangsformen. Fig. 11 ist lockerer Knäul, kann nicht mit einem Tochterknäul verwechselt werden, da dieser bei gleicher Grösse viel feinfädiger sein würde. Fig. 12—13 könnten etwa mit der Aequatorialplatte verwechselt werden; Fig. 24 z. B. würde in der Richtung der Theilungsaxe gesehen ein ähnliches Bild geben, doch würden die Segmente dann viel dichter gedrängt liegen. Fig. 14—15, 16—19, 20—22 repräsentiren unzweifelhafte Formen. Fig. 23 ist dagegen eine mehr als zweifelhafte Form; ich habe sie eigens deshalb abgebildet und übernehme keine Verantwortung dafür, dass sie in der Reihenfolge am richtigen Platze steht. Verstümmelt schien sie mir nicht zu sein. Für die richtige Stellung von Fig. 24 bürgen wohl Fig. 25—26. Fig. 27—33 sprechen für sich selbst. Dass Fig. 34 nicht zwei nebeneinander liegende Mutterknäul darstellt, ergibt sich aus dem Grössenverhältniss zwischen Kernfigur und Zelle; und Fig. 35—38 müssen nach dem oben Gesagten unzweifelhaft Ausgangsformen sein.

Um die Beobachtungen nochmals kurz zusammenzufassen, so haben wir bei diesem Objecte folgende Formen der Karyokinese:

1. Gerüst (Ruhe).
2. Grobfadiger Knäul } Segmentation. } Längsspaltung.
(2a. Kranzform)
3. Sternform
(3a. Systolen und Diastolen).
4. Aequatorialplatte.
5. Sternform.
(6a. Kranzform).
6. Knäul.
7. resp. 1 Gerüst.

Formen wie Fig. 27—30 habe ich als Tochtersternformen, Fig. 31—33 als Tochterkranz- resp. -knäulformen gerechnet, weil sie bei der Ansicht vom Pol her (wie z. B. Fig. 30 theilweise wiedergiebt) so erscheinen würden. Den gleichen Mutterformen entsprechen sie nicht ganz, da sie in der Anordnung ihrer Fäden noch Beziehungen zu einander erkennen lassen, gemäss

ihrer Entstehung; frühestens in der Knäulform ist in gleicher Weise wie beim Mutterkerne eine zur Theilungsaxe senkrechte Ebene vorhanden, die die Figur in zwei symmetrische Hälften zerlegt.

Beim Vergleiche mit den bei Salamandra gemachten Befunden vermissen wir also nur die als „feinfädiger Knäul“ bezeichnete Form, indem sich hier aus dem Gerüst gleich ein grobfädiger Knäul anlegt.

Der Hauptunterschied zwischen dem Verlaufe der Karyokinese bei diesem Objecte und dem bei Salamandra, Triton, Säugethier etc. liegt aber in dem Mengenverhältniss der einzelnen Kernbestandtheile. Wir können diesen Unterschied dahin präcisiren, dass beim vorliegenden Objecte der Kern weniger Chromatin und mehr Achromatin enthält, sowie grössere Quantitäten von Prochromatin und Parachromatin bildet. Aus diesem Unterschiede ergibt sich die Erklärung einer ganzen Reihe von Eigenthümlichkeiten, die wir im Vorhergehenden besprochen haben. Die ungemein blasse Färbung des ruhenden Kerns bei wohlgelungenen Tinctionen lässt deutlich als Ursache erkennen, dass in einer farblosen Zwischensubstanz ein ungemein complicirtes Gerüst von äusserst dünnen Fäden mit relativ ansehnlichen Maschenräumen ausgebreitet ist, sodass der Kern als chromatinarm zu bezeichnen ist. Wenn nun auch, wie anzunehmen, die Chromatinmenge während der Karyokinese noch beständig zunimmt — durch Assimilation des im Nucleolus enthaltenen Prochromatins und direct aus dem Zellleib durch Vermittlung des Achromatins aufgenommener Stoffe, — sodass das Volumen des Chromatins im kinetischen Kerne grösser ist als das des ruhenden Kerns incl. Nucleolus: so muss doch die chromatische Kernfigur infolge der in der Bildung unendlich viel dickerer Fäden bestehenden intensiven Concentration des Chromatins in linearer Ausdehnung bedeutend kleiner ausfallen als der ruhende Kern; und zwar so sehr, dass dieser Unterschied nicht wie beim Amphibium oder Säugethier durch die lockere Anordnung wieder ausgeglichen oder gar übercompensirt wird. — Natürlich wird nur die Chromatinfigur kleiner, der Gesammtkern — Chromatin + Achromatin — nimmt stets an Grösse zu, soweit wir dies verfolgen können, d. h. solange eine scharfe äussere Grenze wahrnehmbar ist.

Noch bedeutender als die Grössenabnahme der Chromatinfigur beim Mutterkern ist die Grössenzunahme beim Tochterkern, da die beiden Factoren: Veränderung in der Fadendicke und Zu-

nahme der absoluten Chromatinmenge, hier zusammen, dort einander entgegen wirken.

Während somit die Chromatinfigur unverhältnissmässig klein ist und dadurch das Studium der Karyokinese weit schwieriger macht, als man nach der Grösse der ruhenden Kerne erwarten sollte, sind vielmehr die Nucleolen so gross, dass dieses Object für das Studium derselben sehr günstig ist. Ihrem bedeutenden Volumen gemäss verschwinden sie bei der Karyokinese hier nicht so rasch wie bei den höheren Thieren, und ebenfalls treten sie bei den Tochterkernen viel früher wieder auf.

Wir dürfen die Wechselbeziehungen zwischen Chromatin- und Prochromatinmenge wohl so auffassen, dass die Chromatinarmuth durch die Bildung eines grösseren Vorraths von Prochromatin in physiologischer Beziehung gewissermaassen wieder ausgeglichen wird.

Wenn wir nun den Chromatingehalt des Kerns bei den verschiedenen Thierclassen vergleichen, so scheint es sich im Grossen und Ganzen als eine allgemeine Regel herauszustellen, dass immer die chromatinreicheren Kerne einer höheren Entwicklungsstufe entsprechen. Berücksichtigen wir ferner, dass dem Kerne überall die gleiche wichtige Rolle für die Zelle zukommt, so haben wir in dem höheren Chromatingehalt eine höhere Entwicklungsstufe im Zellleben selbst zu sehen; wir dürfen also wohl schliessen, dass das Chromatin die wichtigste, die tonangebende Substanz im Kerne und damit auch in der Zelle darstellt.

Interessant wird diese Wahrnehmung besonders noch dadurch, dass wir diese niedrige Entwicklungsstufe bei den höheren Thieren in einer Zellform wiederfinden, von der wir lange wissen, dass sie auf einer sehr niedrigen Entwicklungsstufe beharrt, dass sie an den sonst überall im Körper stattfindenden mannigfaltigen und complicirten Differencirungsvorgängen so gut wie gar keinen Antheil nimmt: bei der Eizelle. Wir wissen, namentlich nach den neueren Untersuchungen von Nussbaum u. A., dass das Keimepithel von Anfang an auf einer sehr primitiven Stufe stehen bleibt, dass es gewissermaassen eine von der ringsherum wirksamen Differenzirung unberührt bleibende Insel darstellt; und so kann es nicht weiter auffallen, wenn wir bei der Eizelle noch Verhältnisse antreffen, die mehr an die niedrigsten Thierformen erinnern: Chromatinarmuth des Kerns, ausgedrückt durch die blasse Färbung des ruhenden Kerns an tingirten Präparaten und durch die be-

deutende Abnahme der linearen Ausdehnung der Kernfigur während der Kinese, sowie Bildung ansehnlicher Mengen von Prochromatin in Gestalt grosser Nucleolen; oder, mit anderen Worten: grosser, wenig tingirbarer Kern und grosser Nucleolus während des Ruhestadiums (präciser: Theilungsreife); unverhältnissmässige Kleinheit der Chromatinfigur während der Kinese.

Bei gewissen Zellarten höherer Thiere kommt es zur Bildung besonders grosser Nucleolen, während man den Kern keineswegs als chromatinarm, manchmal sogar als chromatinreich bezeichnen kann. Auch diese Erscheinungen lassen bestimmte Beziehungen zu Differencirungsvorgängen an der Zelle selbst erkennen; doch würde es mich hier zu weit führen darauf einzugehen. Meistens sind diese Erscheinungen mit eingetretener „Unfruchtbarkeit“ der Zelle verbunden.

Die Chromatinarmuth des Kerns hat noch eine weitere Folge: sie erleichtert gar sehr das Auffinden der achromatischen Structuren. Je weniger Raum im Gesammtkern die chromatische Figur einnimmt, desto besser ist letztere der Beobachtung zugänglich. Ausserdem scheint bei den chromatinarmen Kernen wie eine stärkere Production von Prochromatin, so auch eine vermehrte Bildung von Parachromatin stattzufinden. Wir finden dementsprechend auf diesen niederen Entwicklungsstufen ein Ueberwiegen der parachromatischen Figur über die chromatische, und zwar bis zu dem Grade, dass man, solange man hauptsächlich solche niederen Formen, noch dazu mit unzulänglichen Methoden und Hülfsmitteln, untersuchte, geradezu die parachromatische Figur als die Hauptsache, und die chromatische, die man nicht einmal scharf von ihr zu trennen wusste, gewissermaassen als Anhängsel betrachtete. Als man dann bei den Amphibien wieder die Chromatinfigur genauer zu studiren Gelegenheit fand, die achromatische aber anfänglich ganz übersah, blieb eine anscheinend unausfüllbare Lücke zwischen den karyokinetischen Vorgängen bei niederen Thieren und der Eizelle einerseits und denjenigen bei den Geweben der Wirbelthiere anderseits bestehen, wozu noch als drittes, wenn auch mehr an erstere anschliessend, die bei pflanzlichen Objecten beobachteten Erscheinungen traten. Erst nachdem es gelungen war, sowohl bei den höheren Formen die parachromatischen Structuren aufzufinden, als auch bei den niederen die chromatische Figur von der achromatischen scharf zu sondern und genauer zu studiren, begann allmählich die Einheit des Processes deutlicher hervorzutreten.

Hierzu beabsichtigt auch die vorliegende Arbeit beizutragen. Es handelt sich für mich darum, nicht nur nachzuweisen, dass auch hier die Zellvermehrung auf karyokinetischem Wege vor sich gehe, sondern auch zu zeigen, wie gerade dieses Object die im Verlaufe der Karyokinese vorkommenden Verschiedenheiten als causal bedingte Modificationen erkennen lässt und somit die Annahme bestätigt, dass die einzelnen Erscheinungen der Karyokinese überall auf denselben Vorgängen beruhen.

Abschnitt II.

Allgemeines über Karyokinese.

In einer früheren Arbeit (15) habe ich den Versuch gemacht, den so räthselhaften Vorgang der Karyokinese auf einfachere Vorgänge zurückzuführen. Ich hatte die Beobachtung gemacht, das die einzelnen Fäden der chromatischen Kernfigur aus Kugeln zusammengesetzt sind, und schien mir das Verhalten dieser Kugeln dafür zu sprechen, dass sie die eigentlichen Träger des karyokinetischen Processes seien. Bei der Wichtigkeit dieser Frage für die ganze Biologie muss ich hier nochmals ausführlich darauf zurückkommen. Jeder Versuch kann nicht gleich das Richtige treffen, auch hier ist im Einzelnen noch manches zu verändern und zu verbessern; trotzdem halte ich die damals von mir gegebene Deutung in den Hauptzügen durchaus aufrecht.

Zuvörderst muss ich einen Punct klarstellen, der zu Irrthümern Anlass geben könnte und bereits gegeben hat.

Der erste Entdecker der „Chromatinkugeln" ist, soweit ich ersehen kann, Balbiani, der bereits 1876 die Zusammensetzung der Fäden aus Kugeln wenigstens für ein karyokinetisches Stadium beschrieb. Er sagt (1, 2): „... vu à un fort grossissement, chaque bâtonnet paraît formé de petits globules réunis en série, ce qui augmente encore leur ressemblance avec de bactéries. A mesure que les cellules se multiplient, les copuscules bacillaires deviennent de plus en plus petits, si bien que, dans les chambres refermant un oeuf presque mûr, le noyan ne contient plus qu'un amas de fines granulations." Ich habe diese Angabe, soweit sie durch gesperrten Druck hervorgehoben ist, s. Z. in einer Arbeit von Flemming (6, 400) gelesen, hatte sie aber leider inzwischen völlig wieder vergessen.

Mir waren damals die Angaben der Botaniker über unregelmässige Contouren der Kernfäden allerdings bekannt, doch hielt ich sie für Kunst-

producte, womit ich wohl nicht so ganz Unrecht gehabt habe (cf. Flemming 8, Tafel III Figur 1 u. 2). Die Angaben von Baranetzky über spiraligen Bau der Kernfäden glaubte ich in dieselbe Kategorie stellen zu müssen; sie speciell zu citiren fühle ich mich um so weniger veranlasst, als ich damals, und auch jetzt noch, weder aus dem Text noch aus den Abbildungen eine Beziehung zu meinen Befunden erkennen konnte.

Ueberhaupt habe ich damals keineswegs direct die Priorität der Beobachtung körniger Zusammensetzung der Kernfäden in Anspruch genommen. Nur in der Anmerkung zum Literaturverzeichniss habe ich gesagt (15, 311): „.... da ich für meine speciellen Angaben keine Literaturangaben nöthig hatte — soviel ich weiss, sind noch keine ähnlichen Befunde veröffentlicht ....“

Balbiani hatte, wie gesagt, die Zusammensetzung aus Körnern nur in einem bestimmten Stadium gesehen, in der Aequatorialplatte. Aus dem Zusammenhang geht nicht klar hervor, welche Bedeutung Balbiani dieser Zusammensetzung beilegte. Wäre nun dieser Befund nicht so gänzlich unbeachtet geblieben, wie es geschehen ist, wie würde man ihn damals wohl gedeutet haben?

In der Zeit, als Balbiani diese Angabe veröffentlichte, galt der Chromatinantheil der kinetischen Kernfigur in den Anfangsstadien als aus distincten Körnern bestehend; erst viel später ist, namentlich durch die Arbeiten Flemmings, nachgewiesen, dass dabei ein Beobachtungsfehler vorlag und die angeblichen Körner in Wirklichkeit Fadenstructuren seien. Nach den damals herrschenden Vorstellungen aber würde man sich den Vorgang der Karyokinese bei Berücksichtigung der Beobachtung Balbiani's wohl so gedacht haben: die distincten Körner, die sich zu Beginn der Kerntheilung vorfinden, reihen sich zu Stäbchen auf, und später zerfallen die Stäbchen wieder in die ursprünglichen Körner. Soweit ich die angeführte Stelle verstehe, hat sich auch Balbiani Aehnliches vorgestellt (vgl. auch die spätere Publication Balbiani's, 2, erster Absatz).

Bei meiner Auffassung lag die Sache ganz anders: der Kern besteht in jedem Stadium aus (zusammenhängenden oder getrennten) Fäden, und diese Fäden sind stets aus Körnern zusammengesetzt. Aus Balbiani's Angaben erhellte keineswegs, dass gerade die Körnelung eine tiefere Bedeutung für die Karyokinese hätte, während nach meinen Befunden die Körnelung, sowohl durch ihr allgemeines Vorkommen als speciell durch ihr Verhalten vor der Längsspaltung der Chromatinfäden, deutlich erkennen liess, dass sie in fundamentalen Beziehungen zur Karyokinese stehe.

Dies ist aber der Angelpunct meiner damaligen Publication, wie ich S. 295 ausdrücklich hervorgehoben habe. Ihrem Werthe konnte durch die Angabe der isolirten Beobachtung Balbiani's kein Abbruch geschehen, es lag deshalb auch absolut kein Grund für mich vor, dieselbe zu unterdrücken; vielmehr wäre eine Anführung derselben für den Erfolg meiner Arbeit nur vortheilhaft gewesen, denn, wie ich richtig vorausgesehen, wurde meine Ar-

beit hauptsächlich deshalb anfangs so kühl aufgenommen, weil diese von einem bis dahin unbekannten Autor behauptete Zusammensetzung der Chromatinfäden aus Körnern weder durch voraufgegangene anderseitige Befunde unterstützt wurde, noch sich bei den Nachuntersuchungen sofort und überall bestätigte.

Ich habe diesen Punct ausführlicher erörtern müssen, weil mein durchaus absichtloses Uebersehen der Angabe Balbiani's z. Th. in geradezu gehässiger Weise ausgelegt ist.

Die Ehre, Chromatinkugeln zuerst gesehen zu haben, gebührt Balbiani, und es wird mir am allerwenigsten einfallen, sie ihm streitig zu machen; mir gebührt dagegen die Priorität der Beobachtung, dass die Körnelung in jedem Stadium besteht, sowie dass die Kernfäden, noch bevor sie eine Spur von Längsspaltung aufweisen, aus einer doppelten Kugelreihe zusammengesetzt sind.

Die Prioritätsfrage kann für mich überhaupt nur dann Bedeutung haben, wenn meine damals ausgesprochene Ansicht, dass uns die Berücktigung dieser Zusammensetzung aus Kugeln einen tieferen Einblick in die Mechanik der Kerntheilung verspricht, als die Betrachtung der Fadenstructuren allein, sich bewahrheitet. Haben die Chromatinkugeln keine tiefere Bedeutung für das Leben des Zellkerns, so hat ihr Auffinden überhaupt wenig Werth und es lohnt sich nicht der Mühe, sich um die Ehre ihrer Entdeckung zu streiten.

Derartige Beobachtungen haben überhaupt nur Werth, wenn sie etwas erklären oder einen Zusammenhang herstellen — sonst bleiben sie blosse Curiosa. Henle hat bereits vor mehr als 25 Jahren verschiedene Formen der Kerntheilung durchaus naturgetreu abgebildet (Handbuch der Anatomie des Menschen II Fig. 275; erste Auflage 1857), ohne dass es bisher jemand eingefallen wäre, diesen berühmten Anatomen auch noch als Entdecker der Karyokinese zu feiern.

Was die Existenz der Chromatinkugeln anlangt, so muss ich auch jetzt noch das in jener Arbeit Gesagte ausdrücklich aufrecht erhalten. An geeigneten Präparaten sind sie nicht zu verkennen; intra vitam habe ich sie aber auch jetzt noch nicht wahrnehmen können. Ich glaube nicht, dass jetzt, nachdem die Kugeln an soviel verschiedenen Orten wiedergefunden sind, ihr Vorkommen noch von jemand ganz geleugnet wird; streitig ist nur noch ihre Bedeutung für die Lebenserscheinungen des Zellkerns.

Flemming bestätigt in seiner letzten Publication (11) meine Angaben in eingehendster Weise (S. 204 seq., 217 seq.) und spricht sich ebenfalls für die Annahme aus, dass die Körnelung vital präformirt sei (S. 218); ebenso hat er bestätigen können, dass die Dicke der Körner vor und nach der Längsspaltung immer der Fadendicke entspricht (S. 219), kann dagegen in den Sternen, die noch keine Längsspaltung zeigen, die doppelte Aufreihung der Körnchen „nicht ganz sicher“ sehen (S. 217).

Die Hauptdifferenz zwischen unseren Angaben besteht darin, dass Flemming die Körnelung nicht so regelmässig findet, wie ich sie beschrieben: einzelne Körnchen lägen häufig ausserhalb der Reihe, sodass zum Theil zwei Körner neben einander in der Fadendicke lägen (S. 204).

Diese Beobachtung selbst kann ich bestätigen, betrachte aber die regelmässige Aufreihung als dem vitalen Zustande entsprechend, aus folgenden Gründen:

Untersucht man Präparate, die mit Chrom- oder Pikrinsäure gehärtet sind, in Wasser oder Glycerin, so findet man die Körnelung desto regelmässiger, je besser die Conservation in allen anderen Theilen ausgefallen ist. Färbt man nun ein solches Präparat mit Hämatoxylin, so bleibt die Aufreihung regelmässig; nicht dagegen bei Färbung mit Safranin oder anderen Anilinfarbstoffen, und zwar wird die Unregelmässigkeit um so grösser, je gesättigter die angewandte Lösung ist und je länger das Präparat darin liegen bleibt: bei starker Lösung und langdauernder Einwirkung ist sie bisweilen enorm, im entgegengesetzten Falle gering.

Ausser den sehr concentrirten Lösungen der Anilinfarbstoffe wirkten bei diesen Präparaten mehr oder weniger stark verändernd ein: jegliche Anwendung von Essigsäure sowie bisweilen schon die Aufhellung mit Nelkenöl (behufs Einbettung in Dammarlack), namentlich bei brusquem und unvermitteltem Uebertragen von einer Flüssigkeit in die andere.

Im Allgemeinen kann man sagen, dass das Deutlicherwerden der Körnelung stets auf Kosten der Lebenstreue stattfindet; je schärfer die Körnchen hervortreten, desto mehr sind sie artificiell verändert. Ebenso wie scharfe Anilintinctionen wirkt die von mir angegebene (15, 293) Chromsäure-Goldchlorid-Ameisensäure-Methode (sowie die direkte Vergoldung), weniger eingreifend dagegen die Chromsäure-Osmiumsäure-Behandlung (beschrieben 16, 731).

Ich habe schon früher (15, 301) darauf aufmerksam gemacht, dass die Körnchen, die wir bei unseren Präparaten sehen, nicht den vitalen Zustand repräsentiren, sondern durch die Einwirkung der angewandten Reagentien verändert sind; es kommt hauptsächlich darauf an, ob sie intra vitam existiren, und diese Frage kann vorläufig nur auf indirectem Wege gelöst werden, wie ich es l. c. (S. 310) versucht habe. — Handelt es sich aber darum, zu entscheiden, welche Bilder dem natürlichen Zustande am nächsten kommen, so müssen wir wohl diejenigen wählen, aus denen die anderen durch weitere Reagentieneinwirkung dargestellt werden können. Ich glaube daher den ungefärbten oder mit Hämatoxylin gefärbten Chromsäure- resp. Pikrinsäurepräparaten den Vorzug geben zu müssen (und an ihnen kann man mit Oelimmersion und ausgewähltester Benutzung des Abbe'schen Beleuchtungsapparates im Engelmann'schen Dunkelkasten genug sehen) und danach muss ich eben die regelmässige Aufreihung als den natürlichen Zustand ansehen.

Die Unregelmässigkeit beruht wahrscheinlich nicht ausschliesslich auf

einer blossen Verlagerung der Körner. Das einzelne Korn wird in den meisten Fällen in Folge der Reagentieneinwirkung geschrumpft sein — wenigstens sehen sie nach Färbung mit concentrirten Safraninlösungen bedeutend kleiner aus als ungefärbt oder in schwacher Lösung gefärbt — und möglicherweise können eingreifende Reagentien gelegentlich eine directe Zerfällung der einzelnen Kugel herbeiführen (wie es für das ganze Fadensegment wahrscheinlich ist, worüber unten mehr).

Was ich in jener Arbeit über das weitere Verhalten der Chromatinkugeln gesagt habe, kann ich jetzt, nachdem ich jene Angaben eingehend nachgeprüft habe, vollständig aufrecht erhalten. Ebenso habe ich die Deutung, die ich jenen Beobachtungen gegeben habe, nur in einzelnen untergeordneten Puncten modificiren müssen, in anderen erweitern können.

Man muss sich natürlich hüten, an jedem beliebigen Präparat alles sehen zu wollen. Die Zusammensetzung der Fäden aus Kugeln wird man an jedem guten Präparat sehen, vorausgesetzt, dass die optischen Hülfsmittel ausreichen. Die Einzelheiten sind jedoch häufig schwer wahrzunehmen; es bedarf dazu eines günstigen Objectes, geeigneter Untersuchungsmethoden [1]) und — grosser Geduld. Bilder, die z. B. die Zusammensetzung eines ungespaltenen Fadens aus einer doppelten Körnerreihe gut zeigen, findet man bisweilen erst, nachdem man Hunderte von Kerntheilungsfiguren durchgesehen hat. Ich selbst habe s. Z. mehrere Monate lang von Morgen bis Abend vorher angefertigte Präparate durchmustert und viele Tausende von Kernfiguren unter Benutzung der mannichfachsten Hülfsmittel studirt, ehe ich die in jener Arbeit mitgetheilten Befunde als einigermaassen feststehend und vollständig glaubte ansehen zu dürfen.

Die Karyokinese beginnt mit dem Auftreten kurzer Abschnitte von besonderer Dicke innerhalb des viel feinfädigeren Netzwerks. Dieser Process kommt dadurch zu Stande, dass sich immer mehr kleine Chromatinkugeln zu grösseren vereinigen [2]), bis das gesammte Chromatin nur noch in der Form grosser Chromatinkugeln vorhanden ist. Mit dem Zusammenfliessen der bereits fertigen Chromatinkugeln concurrirt noch beständige Neubildung von Chromatin, die, bei lebenskräftigen Kernen stets stattfindend, jetzt besonders intensiv ist; der in den Nucleolen aufgespeicherte Vorrath

1) Flemming (11, 204) empfiehlt als beste Darstellungsweise die Anwendung eines Gemisches von Chromsäure, Osmiumsäure und Essigsäure; ich selber habe leider noch keine Gelegenheit gehabt, dies Mittel zu probiren.

2) Welcher Vorgang als durch Neuaufnahme einfacherer Stoffe vermittelt werdend zu denken ist.



von vorbereiteten Stoffen wird hierbei aufgebraucht, nebenher — späterhin ausschliesslich — werden noch Stoffe direct aus dem Achromatin aufgenommen.

Die anfangs noch örtlich getrennten dicken Kugelreihen haben sich zu Einem vielgewundenen Faden angeordnet. Durch die fortdauernden Verschmelzungen der Kugeln wird der Faden zugleich dicker und kürzer und seine Windungen einfacher; seine Anordnung wird immer regelmässiger und durchsichtiger und berechtigt zu dem Versuche, sie auf physikalisch-mathematische Gesetze zurückzuführen, besonders wenn man die Zusammensetzung des Fadens aus jenen elementaren Formbestandtheilen berücksichtigt.

Jetzt zerfällt der Faden in gleichwerthige Abschnitte — äquipotente Segmente. Ich lege mehr Gewicht darauf, dass sie sämmtlich massengleich erscheinen, als dass eine bestimmte Anzahl Segmente aufzutreten scheint — nichts ist verführerischer, aber auch nichts unfruchtbarer als Zahlenspielerei.

Dass die einzelnen Segmente gleich lang seien, wird zum Theil bestritten; die beobachteten Abweichungen werden aber wohl grösstentheils auf optischen Verkürzungen etc. beruhen. Bei der nächstfolgenden Figur, der Sternform, sah ich die einzelnen Schleifen stets genau gleich lang, soweit sie genau in der Ebene des Gesichtsfeldes lagen und somit der Schätzung zugänglich waren. Cf. Flemming (8, 22. 67).

In seiner neuesten Publication hält Flemming (11, 236) es für wahrscheinlich, dass die gelegentlich gefundenen abnorm kurzen Segmente auf einer künstlichen Zerfällung durch die fixirenden Reagentien beruhen. Eine kürzlich gemachte Beobachtung scheint mir diese Annahme zu unterstützen: In einer Kernfigur, Uebergang vom Stern zur Aequatorialplatte, die sich durch eine prachtvolle Deutlichkeit der einzelnen Segmente auszeichnete, sodass man die Länge eines jeden genau abschätzen konnte, fand ich, etwas abgerückt von den übrigen, zwei abnorm kurze Segmente, ein grösseres und ein kleineres (Verhältniss ungefähr 2 : 1) neben einander liegen. Beide zusammen waren genau so lang wie je eins der übrigen. Das betreffende Präparat war in schwacher Chromsäure gehärtet und in starker Safraninlösung gefärbt.

Die Segmente, deren Anzahl durch die jetzt auftretende Längsspaltung verdoppelt wird, ordnen sich monocentrisch: Schlingenscheitel nach dem Centrum, die beiden (gleich langen) Schenkel radiär dazu.

Es muss auffallen, dass die Segmente auch, wenn sie aus der Knäulform hervorgehend eine mehr S-förmige Krümmung haben, in der ausgebil-

deten Sternform stets gleich lange Schenkel zeigen [1]). Mir scheint dies wenig mit jener Theorie vereinbar zu sein, welche die richtenden Kräfte in den Zellleib verlegt und aus diesem achromatische Fäden — Spindelfasern — in den Kern hineinwachsen lässt, um damit die Chromatinsegmente wie mit Bootshaken an den richtigen Platz zu zerren. Ich bin vielmehr der Ansicht, dass sich dieses Verhalten viel ungezwungener aus der mechanischen Theorie erklärt, die ich in jener Arbeit entwickelt habe. Das kinetische Centrum jedes Fadenabschnittes liegt in der Mitte desselben; soll dieses sich dem Hauptcentrum möglichst nähern und sollen gleichzeitig die Chromatinfäden sich möglichst gleichmässig im Kernraum vertheilen, so ist mathematisch keine andere Figur für den grobstrahligen wie für den feinstrahligen Stern denkbar, als die beobachtete regelmässige. Näheres s. unten.

Jetzt beginnt aber eine neue Umordnung: statt des einen treten jetzt zwei Attractionspuncte auf. Die Segmente müssen sich demgemäss umlagern; nach einigen gewissermaassen vergeblichen oder doch unzureichenden Versuchen — den „Systolen und Diastolen" — richten sich wieder die kinetischen Centra jeder Hälfte des Schlingensystems nach dem neuen gemeinschaftlichen Centrum — den „Polen" aus — die Schlingenschenkel verlaufen wieder, wie oben, radiär dazu. Die so entstehende Figur ist nur zur Theilungsaxe regelmässig gebildet, da das Centrum ausserhalb der Figur liegt; zur Ausbildung eines nach allen Seiten gleichmässigen Sterns wäre es erforderlich, dass das Centrum in der Mitte der Kernfigur läge wie beim Mutterstern. Je näher nun die Tochtersterne ihren Centren, den Polen, rücken, desto mehr nähern sie sich dieser Form; erreichen dieselbe aber nicht ganz, da inzwischen andere Verhältnisse eintreten.

Bevor wir aber in der Betrachtung der in der Chromatinfigur stattfindenden Lageveränderungen weitergehen, müssen wir uns die Frage vorlegen: woher kommen die beiden neuen Attractionspunkte, die beiden neuen kinetischen Centra?

Das kinetische („kinetisch" hier und an ähnlichen Stellen selbstverständlich in der allgemeinen Bedeutung, nicht in der speciellen als „karyokinetisch"!) Centrum der ganzen Zelle setzt sich aus zwei Componenten zusammen, aus dem des Zellleibes und

---

1) In einem Falle, einer sehr schönen beginnenden Muttersternform, beobachtete ich ein Segment von ʒ Form: die mittlere Umbiegung war central, die beiden seitlichen peripher gerichtet. Das Segment hatte die gleiche Länge wie alle anderen.

dem des Kerns. Diese beiden Componenten verhalten sich nun bei der Zelltheilung verschieden: für den Zellleib treten schon viel früher zwei Centra auf, als für den Kern. Gehen wir von dem Stadium aus, das durch den Beginn der Knäulbildung charakterisirt wird, so zeigen die sog. „Radienphänomene", dass der Zellleib schon nicht mehr einheitlich centrirt ist. Wohl aber ist der Kern jetzt und später noch einheitlich centrirt, das geht daraus hervor, dass nach der Segmentation des Kerns ein Monaster auftritt; wären von Anfang an die Centra der Radienphänomene die kinetischen Centra des Kerns und besässe dieser nicht zuerst noch ein eigenes, so müsste auf die Segmentation des Knäuls sofort die Bildung der Aequatorialplatte folgen.

Der Beginn des zur Zelltheilung führenden Processes besteht darin, dass der Zellleib das alte Centrum aufgibt und neue (in der Regel zwei) Centra bildet. Die Lage dieser neuaufgetretenen Centra wird bestimmt durch die Theilungsaxe resp. den Theilungsaequator; sie sind das Gravitationscentrum der durch letzteren gegebenen Theilstücke des Zellleibs.

Es würde mich hier zu weit führen, die Bedingungen zu erörtern, die die bestimmte Richtung der Theilungsaxe im einzelnen Falle veranlassen. Bei den Geweben lassen sich als solche meistens die specielle Art der Nahrungszufuhr erkennen, wie sie in den anatomischen Verhältnissen gegeben ist.

Die „Theilungsaxe" als solche hat weniger Bedeutung als die Theilungsebene: das neue Centrum liegt auch bei drei- und mehrfacher Theilung im Gravitationspuncte der durch die Theilungsebenen hergestellten Abschnitte des Zellleibs. Bei dieser Theilung lässt sich nicht von einer eigentlichen Theilungsaxe sprechen; die Verbindung der neuen Centra mit dem alten ergiebt ein ziemlich irrelevantes Axensystem.

Diese kinetischen Centra des Zellleibes ergeben mit dem Centrum des Kerns zwei „Combinationscentra", wie ich sie bezeichnen will, die Pole nämlich.

Die Pole sind die neuen kinetischen Centra der Gesammtzelle und setzen sich als solche aus zwei Componenten zusammen: aus dem (anfangs noch einheitlichen) des Kerns und je einem der (bereits doppelten) des Zellleibs.

Der Kern fängt nun an, sein einheitliches Centrum aufzugeben — wie ich überzeugt bin, ist hierfür die aus der Längsspaltung resultirende Zahlverdoppelung der Segmente ausschlaggebend. Hierdurch wird er aber erst befähigt, der Einwirkung der Combinationscentra zu folgen, und so sehen wir jetzt erst eine dicen-

trische Anordnung der chromatischen Elemente auftreten. Je mehr er aber den Einwirkungen der Combinationscentra nachgibt, desto mehr kann wiederum die andere Componente zur Wirksamkeit kommen. Je weiter also die Metakinese und darauf die räumliche Trennung der chromatischen Systemhälften fortschreitet, desto weiter rückt der Pol vom ursprünglichen Orte des Gesammtzellencentrums fort, und das Endresultat ist, dass der Pol und schliesslich auch die chromatische Kernfigur an der Stelle liegen, die in der als kernlos gedachten Zelle den Gravitationspunct der Zellhälfte darstellt.

Durch die Zweitheilung des Chromatinsystems sind aber für die neuentstandenen Systeme ganz andere Verhältnisse geschaffen, als sie für das ungetrennte System bestanden, und dies giebt sich in dem Verhalten der Chromatinkugeln kund. Die Gesammtmasse des Chromatins ist im neugebildeten Tochterkerne bedeutend geringer als im ruhenden Kerne oder zu Beginn der Karyokinese, die Kernhälfte ist sozusagen in ganz andere Wachsthumsbedingungen versetzt. Das fortwährend aus dem Achromatin (und durch dessen Vermittlung aus dem Zellleib, in letzter Instanz aus der Gewebsflüssigkeit) aufgenommene Nahrungsmaterial wird jetzt in ganz anderer Weise verwendet wie früher, indem es nicht mehr eine Vergrösserung und gleichzeitige Zahlverminderung der vorhandenen Chromatinkugeln, sondern die Bildung einer immer grösseren Anzahl dabei aber fortwährend an Grösse abnehmender Chromatinkugeln bewirkt.

Dies ist jedoch nicht so zu verstehen, als ob die Chromatinkugeln sofort nach der Metakinese oder nach der ersten sichtbaren Trennung in zwei Segmentconvolute an Grösse abnehmen. Im Gegentheil nimmt die Grösse nicht nur im feinstrahligen Stern und in der Aequatorialplatte, sondern noch im Tochterstern zu und eine Abnahme tritt erst bei der Bildung des Tochterknäuls auf, also in den regelmässigen Fällen gleichzeitig mit der Abschnürung des Zellleibs.

Ich möchte es so erklären: Eine Tendenz zur Bildung kleinerer Kugeln statt grösserer als Ergebniss des Stoffwechsels ist schon nach der Metakinese vorhanden, kommt aber nicht sofort zum Durchbruch, sondern erst allmählich und erst in Folge begünstigender Bedingungen. Als letztere sehe ich die immer grösser werdende räumliche Entfernung an, die allmählich die gegenseitige Einwirkung der Tochterkerne auf einander verschwinden lässt (nicht etwa die Theilung des Zellleibs, die ja ausbleiben kann).

Dass eine solche Tendenz zur Bildung kleinerer Chromatinkugeln

schon vorher vorhanden ist, scheint mir nämlich aus folgendem Umstand hervorzugehen:

Flemming (11, 242) giebt an, dass in den Tochterformen die Körnelung sehr unregelmässig ist und immer mehrere Körnchen neben einander in der Fadendicke liegen. Ich sehe dagegen in denselben Stadien nur eine Körnchenreihe. Nun hat Flemming Methoden angewandt, die, wie ich oben gezeigt, zu einer bedeutenden Schrumpfung und wahrscheinlich gelegentlich zu einer künstlichen Zerfällung der einzelnen Körnchen führen. Andernseits hat aber Flemming (11,219) bestätigt, dass in den dickstrahligen Mutterfiguren, vor der Längsspaltung, die Körner der Fadendicke entsprechen — dort war also keine künstliche Zerfällung eingetreten. Wenn also die gleichen Mittel in dickfädigen Tochterfiguren viel eher und in viel ausgedehnterem Maasse als in dickfädigen Mutterfiguren einen Zerfall der Chromatinkugeln herbeiführen, so darf man wohl eine solche Disposition wie die obige als vorhanden annehmen; denn wenn die Kugeln schon vital eine Neigung haben zu zerfallen, so wird dies natürlich in um so stärkerem Maasse stattfinden, wenn zerfällend wirkende Reagentien angewendet werden.

Das Auseinanderrücken der Kernhälften und die davon abhängige Bildung kleinerer Chromatinkugeln hat eine weitere Erscheinung zur Folge: die getrennten Segmente vereinigen sich wieder. Der Tochterstern kann nicht fortfahren, mit dem weiteren Heranrücken an den Pol immer regelmässigere Form anzunehmen, sondern wird gewissermaassen in einem bestimmten Stadium fixirt, dadurch nämlich, dass Knäulbildung auftritt. Indessen ist es beim Tochterknäul bis in die Gerüstform hinein noch an der Hauptrichtung des Fadenverlaufs zu erkennen, dass derselbe aus einem einseitig ausgebildeten Sterne hervorgegangen ist.

Aus der Knäulform geht unter fortwährender Abnahme der Fadendicke die Gerüstform hervor. Während die Fäden des Gerüstes immer feiner, das Maschenwerk immer complicirter wird, beginnt überall im ganzen Kern die Bildung jenes Stoffes, den ich als Prochromatin bezeichnet habe; die einzelnen Partikelchen vereinigen sich zu Körnchen, die schon vom Chromatin des Fadenwerks deutlich zu unterscheiden sind, diese gröberen Körnchen fliessen wieder zusammen, bis schliesslich nur in geringer Zahl oder in der Einzahl jerer Kernbestandtheil vorhanden ist, den wir als Nucleolus bezeichnen; und damit ist der „Ruhezustand“ des Kerns erreicht.

Ich muss mich hier etwas ausführlicher mit dem Achromatin beschäftigen, dessen Verhalten ich in jenem Aufsatze nur sehr

flüchtig berührt hatte, welches zu studiren mir aber gerade Hydra ausgezeichnete Gelegenheit gab.

Ich neige mich immer mehr zu der Ansicht, dass der Gesammtkern dem Zellleibe gegenüber immer ziemlich selbstständig bleibt und dass auch während der Karyokinese das Achromatin keine directe resp. absolute Vermengung mit dem „Paraplasma" eingeht, wenn auch ein reger Stoffaustausch besteht. Dass eine scharfe Grenze zwischen Achromatin und Zellleib nicht immer wahrnehmbar ist, beweist ja nicht, dass eine solche nicht existirt, und andernseits können wir eine solche scharfe Grenze bisweilen in Formen deutlich wahrnehmen, wo wir sie längst nicht mehr vermutheten. — Innerhalb dieser Grenzen nimmt nun das Achromatin an den karyokinetischen Vorgängen theil.

Das eigentliche Achromatin ist für unsere jetzige Wahrnehmung homogen; die kinetischen Einwirkungen können sich somit nur in den allgemeinen Veränderungen der Umrisse äussern, wie z. B. beim Auseinanderrücken der beiden Tochterkerne. Anders steht es mit dem in relativ geringer Menge vorhandenen, im Achromatin gewissermaassen suspendirten Parachromatin; es folgt den Einwirkungen der kinetischen Centra, und da es optisch sich vom übrigen Achromatin unterscheidet, so markirt es gewissermaassen die Hauptwirkungslinien.

Wir sahen es in der Kranzform — da der Kranz nach drei Dimensionen ausgedehnt ist, so dürfen wir nicht vergessen, dass diese Form einen lockeren Knäul mit fadenfreier Mitte darstellt — von dem Mittelpunkt der Kernfigur nach dem Scheitel der centralen Fadenumbiegungen ausgespannt; dasselbe fand sich anfangs noch beim monocentrischen Stern. Mit anderen Worten, das Parachromatin ist hier angeordnet zwischen dem kinetischen Centrum des ganzen chromatischen Systems und denen der einzelnen Fadensegmente, mögen letztere bereits getrennt sein oder nicht.

Allmählich beginnen die neugebildeten Centra der Gesammtzelle, die Pole (s. oben) ihre Wirkung auf das Parachromatin auszuüben; während die chromatische Figur noch monocentrisch ist, hat sich die parachromatische bereits dicentrisch geordnet, und wir finden sie zwischen Pol und Chromatinsegmenten ausgespannt. Aber nicht die ganze Parachromatinmenge hat eine solche Anordnung gewonnen; ein Theil ist, allerdings unter Aufgabe des früheren Mittelpunctes, mehr an seinem ursprünglichen Orte zurück-

geblieben und bildet nun, zwischen den Chromatinsegmenten der langsam auseinander weichenden Tochterkerne ausgespannt, die sogenannte „intermediäre Partie".

Die radiäre Partie der Spindelfigur ist, solange wir dies verfolgen können, zwischen dem Pol und den Schlingenscheiteln, also zwischen dem Hauptcentrum und den Einzelcentren der chromatischen Segmente angeordnet. Je mehr der Tochterkern sich seinem definitiven Orte nähert, desto mehr verschwindet sie, bis schliesslich nichts mehr von ihr wahrzunehmen ist; wahrscheinlich einfach in der Weise, dass sie durch die immer complicirter werdende Chromatinfigur dem Auge entzogen wird, während ihr Mittelpunct und damit sie selbst in das Innere des Kerns verlegt wird.

Die intermediäre Partie repräsentirt die Beziehungen der beiden chromatischen Tochterfiguren zu einander. Sobald die Tochterkerne an ihren definitiven Ort angelangt sind, müssen diese Beziehungen aufhören, soweit sie über das Maass dessen hinausgehn, was überhaupt zwischen den Kernen benachbarter Zellen besteht; es bildet sich eine neutrale Zone im Zellleibe, die den Ort der Zelltrennung umgibt, mag diese nun als Scheidewandbildung oder als Durchschnürung auftreten (sofern sie nicht gänzlich ausbleibt, wie bei den mehrkernigen Zellen). Wie sich dies speciell an den parachromatischen Fäden gestaltet, ist mir ziemlich dunkel geblieben. Die Botaniker geben an, dass sich an der intermediären Partie die neue Scheidewand anlege. Bei der thierischen Zelle findet jedenfalls nichts derartiges statt, denn der allgemein und bisher allein sichergestellte Modus der Zelltheilung besteht hier in einer Abschnürung (cf. Flemming, 11, p. 246 seq.) und die schon in Abschnitt I besprochene, in Fig. 33 abgebildete Beobachtung ist wohl geeignet, eine derartige Annahme wirksam genug zu bekämpfen.

Bei der Wichtigkeit der Frage muss ich hier noch einmal näher auf die betr. Beobachtung eingehen.

Die chromatische Figur zeigte Knäulform mit beginnender Gerüstbildung. Die achromatische Figur stellte zwei mit der Spitze zusammenhängende Kegel vor; der Punct, in dem sämmtliche Fäden zusammentrafen, lag in dem engsten Theile der Einschnürung des Zellleibes. Von diesem Punct gingen die Fäden zur äquatorialen Fläche jeder Kernfigur, ragten aber nicht seitlich über sie hinaus; überhaupt waren ausser dieser eigenthümlichen

umgekehrten Spindel keine parachromatischen Fäden wahrzunehman, namentlich nicht an der entgegengesetzten (polaren) Seite des Kerns.

An den Kernen selbst war es bereits zur Ausbildung einer (achromatischen) Kernmembram gekommen, aber nur an der polaren Seite; soweit die Spindelfasern ansetzten, war keine Spur dieser Membran vorhanden, während sie an der übrigen Circumferenz ungemein scharf und deutlich war.

Die Zellwand blieb von der achromatischen Figur auch an der Einschnürung noch durch einen relativ ansehnlichen Zwischenraum getrennt.

Die hier beschriebene Form der achromatischen Figur scheint sonst noch nicht beobachtet zu sein[1]). Ich selbst habe sie auch nur in diesem einen Falle gesehen. aber in so prachtvoller Deutlichkeit, dass ich jeden Irrthum ausschliessen kann (und wie ich in der Abbildung leider nicht habe genügend wiedergeben können). Dagegen dürften wohl die von Flemming (11) in seiner letzten Arbeit gegebenen Abbildungen Taf. II. Fig. 21, Taf. IV. Fig. 57, vielleicht auch Tafel VI. Fig. 3b als Vorstufen aufzufassen sein; während andrerseits die in Taf. III. Fig. 46 gezeichneten Fäden als protoplasmatische und nicht als achromatische Fäden zu deuten wären.

Nach dieser Beobachtung ist die Abschnürung der Zelle mit einer Einschnürung der intermediären Partie verbunden, bis zu dem Grade, dass die Fäden zwei in der Spitze in einander übergehende Kegel bilden. Werden die beiden Kegel sich jetzt trennen oder werden sie sich noch weiter ausziehen, bis sie zu einem dünnen, nur am Kernansatz etwas verbreiterten Faden werden?

Weitere Beobachtungen über dieses Stadium wären sehr erwünscht; es ist ja immerhin möglich, dass ich gerade einen abnormen Fall erwischt hätte. Am ehesten dürfte uns die Beobachtung solcher Fälle Aufschluss geben, in denen es gar nicht zu einer Trennung des Zellleibes kommt (multinucleäre Zellen) — wenn nur nicht gerade dort das Studium der achromatischen Figur so schwierig wäre.

Dies ist der gewöhnliche Verlauf der karyokinetischen Zelltheilung. Indessen lassen sich auch die Varietäten derselben unschwer mit dieser Theorie in Einklang bringen.

Die erste Hauptabtheilung umfasst die Fälle, wo aus dem Mutterkern statt zwei drei oder mehr Tochterkerne hervorgehen. Der Kerntheilungsprocess verläuft dabei anfangs wie gewöhnlich, die Abweichung kommt dadurch zu Stande, dass im Zellleib drei oder mehr Gravitationspuncte auftreten und demgemäss ebensoviele „Combinationscentra" sich bilden; der

1) Mit welcher Bemerkung kein Prioritätsanspruch erhoben, sondern nur ein Bedauern ausgesprochen werden soll.

weitere Verlauf ist wieder normal. — Unter normalen Verhältnissen treffen wir diese Fälle äusserst selten, sie scheinen hauptsächlich dort vorzukommen, wo ein excessives Wachsthum stattfindet, z. B. in den bösartigen Geschwülsten (cf. Martin, Lit.-Verz. 12) und dürften somit ihren Grund in einer abnormen Ernährungsintensität haben.

Die zweite Hauptabtheilung umfasst das abweichende Verhalten des Zellleibes: häufig wird die Karyokinese vollständig durchgeführt, ohne dass die Zelle sich dementsprechend theilt.

Die erste Unterabtheilung bilden die pathologischen Fälle. Stockt während der Karyokinese die Ernährung der Zelle oder des ganzen Gewebes, so wird der Zellleib gewissermaassen zu träge, um den Einwirkungen der kinetischen Centren zu folgen, während der Kern noch fähig ist, die begonnene Bewegung fortzusetzen und zu Ende zu führen. Man kann in derartigen Fällen häufig das Absterben oder wenigstens Ermatten der Zellen als die Ursache dieser Erscheinung direct constatiren; vgl. die Angaben Flemming's (9) und meine eigenen (13, pag. 11, Anm.) über abnormes Vorkommen zweikerniger Zellen. — Dass die Karyokinese ruhig fortschreitet, während der Zellleib bereits abstirbt, scheint mir ein nicht unwichtiger Beweis gegen jene Annahme zu sein, die die karyokinetischen Vorgänge ausschliesslich durch das Zellprotoplasma besorgt werden lässt.

Die zweite Unterabtheilung umfasst die Fälle, wo das Ausbleiben der Zelltheilung die Norm ist: 1) bei Protozoën; 2) bei gewissen Geweben, die eine qualitativ und quantitativ sehr weitgehende Differencirung erlitten haben (Beispiel: quergestreifte Muskelfasern); 3) als Folge periodisch excessiver Wachsthumsvorgänge (Spermatocysten, Riesenzellen etc.) vorkommen. Im Uebrigen unterscheiden sich diese Fälle nicht von den vorhergehenden.

Der karyokinetische Process bietet in der zweiten Hauptabtheilung nichts Abweichendes; das Auftreten getrennter Zellleibscentren, die Bildung der Combinationscentren, die An- und Umordnung der chromatischen Figur verläuft wie in der Norm. Das einzige Abweichende ist, dass die neutralen Zonen im Zellleib (die bisweilen optisch wahrnehmbar sind) nicht zu Continuitätstrennungen Anlass geben.

Während ich im Vorhergehenden die Chromatinkugeln nur insofern berücksichtigt habe, als sie die Fadenfigur aufbauen helfen, muss ich jetzt noch sie selbst und ihr Verhalten einer specielleren Erörterung unterziehen.

Aus dem Verhalten der Chromatinkugeln bei der „Längsspaltung der Kernfäden" — wie ich auseinandergesetzt habe, halte ich die Zweitheilung der Chromatinkugeln für die ausschliessliche Ursache der Längsspaltung — und aus der Bedeutung, die ich

gerade diesem Vorgange für die Bildung zweier Schlingensysteme aus einem („Metakinese") und somit für die eigentliche Kerntheilung zuschreiben muss, habe ich den Schluss gezogen, dass die Chromatinkugeln das eigentliche active Element des Kerns, den für die Beurtheilung der Karyokinese wichtigsten Kernbestandtheil repräsentiren. Die Substanz der Nucleolen, das Prochromatin, betrachte ich nach ihrem Verhalten bei der Karyokinese als einen dem Chromatin nahestehenden Stoff, der dazu bestimmt ist in Chromatin umgewandelt zu werden. Das Achromatin ist eine die Lücken der Chromatinfigur ausfüllende flüssigere Substanz, die die Versorgung des Kerns mit Stoffen, aus denen neues Chromatin aufgebaut werden kann, vermittelt (letztere werden natürlich aus dem Zellleib bezogen, welcher wieder durch dic Gewebsflüssigkeiten ernährt wird). Die Bedeutung des Parachromatins dagegen ist mir noch gänzlich unklar geblieben.

Eine Urzeugung kennen wir für die Gegenwart wenigstens nicht, weder für Organismen noch für Organelemente. „Omnis cellula e cellula" können wir jetzt wohl schon mit Recht dahin ergänzen: „omnis nucleus e nucleo". Wenn wir aber keine freie Kernbildung haben, so haben wir auch keine freie Bildung von Chromatin. Eine Neubildung von Chromatin kann nur in Anschluss an bereits existirendes Chromatin stattfinden. Wie wir uns diesen Vorgang zu denken haben, ist unschwer zu beantworten. Die bestehende Chromatinkugel nimmt successive die durch Vermittlung des Achromatins und des Zellleibs aus dem Säftestrom bezogenen einfacheren Stoffe in sich auf, bis sie ein gewisses Vielfaches — wir können wohl sagen, meistentheils oder ausschliesslich, das Zweifache — des ursprünglichen Zustandes repräsentirt. Alsdann zerfällt die Kugel in zwei (oder x) gleichwerthige Theile, bei denen wiederum derselbe Process stattfindet.

Dieser Process hat nur eine einfache Grössenzunahme des Kerns zur Folge. Er findet hauptsächlich von einem gewissen Stadium des Tochterkerns (Gerüstform) an bis zum ausgebildeten Ruhestadium („Stadium der Theilungsreife") statt.

Das Anwachsen der Chromatinkugel durch Aufnahme einfacherer Verbindungen kann aber auch zu einer bleibenden Bildung grösserer Kugeln Anlass geben, nämlich beim Beginn der Kinese.

Worin die Bedingungen dieses abweichenden Verhaltens bestehen, wird

durch die Erscheinuugen angedeutet, die wir wir bei den geschichteten Epithelien wahnehmen.

Das Epithel selbst ist gefässlos, die Blutcapillaren dringen nur bis an seine Basis vor. Das Endothel der Blutgefässe enthält intercellulare Poren, ziemlich identisch den Intercellularlücken des Epithels. Durch diese Poren (die sich ja manchmal so weit erweitern können, dass ein Lymphkörperchen hindurch schlüpfen kann, und die in diesem Zustande fixirt die sog. „Stomata" geben) dringt die Blutflüssigkeit sammt den in ihr enthaltenen „Nahrungsstoffen" in die Gewebsspalten, beim Epithel in das System der Intercellularräume, um durch die Lymphbahnen wieder abgeführt zu werden. Dabei hat sie auf dem Wege osmotischen Ausgleichs „brauchbare" Stoffe an die einzelnen Zellen abgegeben und „unbrauchbare" wieder aufgenommen.

Die Epithelien verhalten sich nun in Bezug auf die Intercellularräume, oder wie man sie physiologisch bezeichnen kann, Saftcanäle, verschieden. Bei der einen Art — es ist dies die ursprünglichere — münden sie frei auf der Oberfläche aus; bei der anderen sind sie dort abgeschlossen. Die erste Art findet sich da, wo die Oberfläche mit einem flüssigen Medium, die zweite da, wo dieselbe mit der Luft in Berührung steht; die erste somit überall auf der ganzen inneren Körperoberfläche, sowie auf der äusseren der typischen Wasserbewohner, die zweite im Integument der dem Luftaufenthalt angepassten Thiere (der typischen Landbewohner). Dies verschiedene Verhalten der Safträume kann aber nicht ohne Einfluss auf den Saftstrom bleiben. Münden sie frei auf die Oberfläche aus, so kann der Saftstrom auch die oberste Zelllage unbehindert erreichen: ich habe ja durch directe Beobachtung feststellen können, dass er wirklich intra vitam über die letzte Zellschicht hinausgehen kann (14, 495). Sind dagegen die Safträume gegen die freie Oberfläche abgeschlossen, wie in der Epidermis der Landthiere infolge der Ausbildung einer eigentlichen Hornschicht, so wird der Säftestrom, je weiter gegen die Oberfläche hin, desto träger werden, und gleichzeitig ärmer an Nahrungsmaterial, da er vorhin schon durch die unteren Zelllagen, die er passirt hat, ausgenutzt ist.

Nun sehen wir, dass wir überall, wo die Safträume frei nach aussen münden, karyokinetische Vorgänge in allen Zellschichten wahrnehmen, ja sogar in gleicher Häufigkeit, soweit dies nicht durch andere Verhältnisse beeinflusst wird. Anders dagegen, wenn die Saftcanäle gegen die freie Oberfläche hin abgeschlossen sind; hier finden wir nur in den untersten Zelllagen Theilungsfiguren, wie ich mich durch zahlreiche Untersuchungen überzeugen konnte. Bei Amphibien nach der Metamorphose (Salamandra, Triton, Rana) fand ich sie nur in den Basalzellen, sowie noch, obgleich seltener, in den nächstfolgenden Zellen, obgleich die übrigen Zellen, mit Ausnahme der einzelligen Hornschicht, sich nicht im mindesten von ihnen unterscheiden. In der Epidermis von Säugethieren fand ich Kernfiguren in den Basalzellen und ausserdem nur in Zellen, die im Grunde der zwischen die Cutispapillen eingesenkten Epithelzapfen an die Basalzellen anstiessen. Die Ernährung der

anderen Zellen kann wohl noch hinreichen, das Leben der Zelle zu unterhalten, ja, Zelle und Kern an Grösse zunehmen zu lassen, aber sie genügt nicht mehr, um die Karyokinese einzuleiten. Wir dürfen diese Beobachtungen wohl dahin zusammenfassen: die Karyokinese ist die Folge einer gesteigerten Intensität der Zellernährung[1]).

Die bleibende Grössenzunahme wird aber nur zum kleinsten Theile durch directes Wachsthum der Chromatinkugeln bewirkt; mit ihr gleichzeitig findet eine Verschmelzung der einzelnen Chromatinkugeln statt. Wir haben wohl anzunehmen, dass diese Verschmelzung durch die neuaufgenommenen Stoffe vermittelt wird; die für die Verschmelzung erforderlichen Bedingungen sind alsdann eben in den als „Theilungsreife“ bezeichneten eigenthümlichen, um es so zu bezeichnen, „Spannungsverhältnissen“ des „ruhenden“ Zellkerns und in der Intensität der Zuführung assimilirbarer Stoffe gegeben. Indem diese Ursachen weiterwirken, bekommen wir zuletzt eine Chromatinfigur, die aus lauter grossen Kugeln zusammengesetzt sind.

Die Grössenzunahme erreicht indessen ihr Maximum; dadurch, dass jetzt noch neue Stoffe aufgenommen werden, wird die Gleichgewichtsgrenze überschritten, und die Kugel zerfällt in zwei Hälften. Neue Nahrungsaufnahme führt aber nur noch anfangs wieder zur Grössenzunahme der Kugeln, da bald andere Verhältnisse sich geltend machen.

Die Zweitheilung der Kugeln hatte die Längsspaltung und damit die Zahlverdoppelung der Chromatinsegmente, letztere wieder den Zerfall des bis dahin einheitlichen Schlingensystems in zwei räumlich getrennte herbeigeführt. Die neuentstandenen Schlingensysteme sind aber an Masse des Chromatins dem theilungsreifen Kern bedeutend unterlegen; sobald sie also räumlich weit genug getrennt sind, um die gegenseitige Einwirkung zu neutralisiren (s. oben), sind dadurch, um das Wort wieder zu gebrauchen, ganz andere „Spannungsverhältnisse“ gegeben. Von jetzt an hat, diesen veränderten Verhältnissen entsprechend, die Neuaufnahme von Nahrungsstoffen den entgegengesetzten Effect

1) Vergl. 15, 306. Unter den hier gemeinten Nahrungsstoffen sind natürlich auch die gasförmigen Stoffe einbegriffen. Eine der wichtigsten Rollen, vielleicht auch die wichtigste, spielt nach meinen Beobachtungen bei der Einleitung der Karyokinese die Versorgung mit Sauerstoff.

wie zu Beginn der Karyokinese: sie regt eine Spaltung an, und die Spaltproducte werden immer kleiner, da schon wieder eine neue Spaltung eintritt, ehe die Producte der ersten Spaltung zur vollen Grösse wieder herangewachsen sind. So findet eine fortwährende Neubildung von Chromatin unter gleichzeitiger Abnahme der Kugelgrösse statt, bis wieder durch die Zunahme der Chromatinmenge jene „Spannungsverhältnisse“ erreicht sind, die wir bei der Theilungsreife finden.

Die Nucleolen müssen wir uns wohl als im Anschluss an das Chromatin entstehend denken. Ich vermuthe, dass das Prochromatin eben durch besonders weitgehende Spaltungen des Chromatins, denkbar ist jedoch auch, dass es als (minderwerthige) Abspaltung entsteht. Sein Auftreten scheint eine gewisse „Sättigung“ des Kerns mit Chromatin anzuzeigen; wenn auch nicht ausgeschlossen ist, dass nachher noch wahres Chromatin neugebildet wird, so ist diese Neubildung doch eine relativ geringe. Dieser Sättigungspunct ist dabei an verschiedenen Orten verschieden, und steht dazu im Allgemeinen die Prochromatinbildung in einem Compensationsverhältniss: je weniger Chromatin, desto mehr Prochromatin wird gebildet und umgekehrt, wie ich in Abschnitt I dieses Aufsatzes auseinandergesetzt habe.

Merkwürdig ist, dass unter gewissen Verhältnissen auch in chromatinreichen Kernen gewissermaassen nachträglich noch grössere Massen von Prochromatin gebildet werden. Es sind dies im Allgemeinen Kerne von Zellen, die durch eine sehr weit gehende Differencirung unfruchtbar geworden zu sein scheinen; bei den minder weit differencirten Individuen derselben Zellgattung, die noch der Karyokinese fähig sind, treffen wir keine so starke Prochromatinbildung. — Andererseits ist, wie unter Umständen die Ernährung noch hinreichen kann, um die Vollendung der Karyokinese zu ermöglichen aber nicht mehr ausreicht, um die Theilung des Zellleibs zu erlauben, sie auch zuweilen noch genügend zur Neubildung von Prochromatin, aber nicht mehr zur Einleitung der Karyokinese. — Meistens wirken wohl beide Umstände, die zu weit gegangene Differencirung und die unzureichende Intensität der Ernährung, zusammen.

Mit dem Eintritt der Karyokinese beginnt das Prochromatin wieder zu verschwinden. Es verschmilzt nicht direct mit den Chromatinkugeln, wenigstens treten, wie ich in Abschnitt I mitgetheilt habe, bei Hydra die ersten grossen Chromatinkugeln stets räumlich getrennt von den (bereits abnehmenden) Nucleolen auf.

Da es in demselben Maasse verschwindet, wie die Bildung grosser Chromatinkugeln fortschreitet, so nehme ich an, dass es bei diesem Processe verbraucht wird.

Das Achromatin bildet gewissermaassen das Stroma des Kerns. Es führt dem Chromatin die Nahrungsstoffe zu und die abgeschiedenen, unbrauchbaren oder verbrauchten Stoffe ab. Demgemäss muss es, während das Chromatin schon mehr den Charakter eines chemischen Körpers mit feststehender Molecularstructur (allerdings innerhalb recht weiter Grenzen!) hat, ein Gemenge der heterogensten Stoffe darstellen.

Von dem Achromatin scheidet sich optisch das Parachromatin. Ich habe in Abschnitt I nachgewiesen, dass wir nicht mit Bestimmtheit angeben können, wann es auftritt resp. verschwindet. Wahrscheinlich ist es sogar immer vorhanden, wenigstens konnte Zacharias (22, Nachtrag, und 23) im ruhenden Kerne eine Substanz nachweisen, welche in ihren Reactionen mit denen der Spindelfasern übereinstimmt. Jedenfalls nimmt es, soweit ich dies nach dem Augenschein beurtheilen kann, hauptsächlich während der Karyokinese an Masse zu. Es scheint demnach mit diesem Vorgange in irgend welchem directen Zusammenhange zu stehen.

Wie bekannt, haben einige Forscher, neuerdings besonders Strassburger, die Ansicht aufgestellt, dass es Fäden seien, die aus dem Zellprotoplasma in den Kern hineinwüchsen und die Lageveränderungen der Chromatinmassen bewirkten. Dem muss ich nach den bei Hydra gemachten Beobachtungen widersprechen. Bei der Kranzform, wo ich die ersten deutlichen parachromatischen Fäden wahrnahm, reichten sie nur vom Mittelpunkte bis zu den centralen Umbiegungen des Chromatinfadens; ich glaube positiv behaupten zu können, dass sie nicht weiter, namentlich nicht bis in das Zellprotoplasma hineingingen. Der Mittelpunct, in welchem die parachromatischen Fäden zusammenliefen, lag, wie sich bei empfindlichen Systemen durch die Mikrometerschraube feststellen liess, in der Mitte des Kerns in Bezug auf die Sehaxe. Dass es sich um die Polansicht einer dicentrischen Spindelfigur mit stark genäherten Polen handelte, glaube ich mit Bestimmtheit ausschliessen zu können. Auch handelte es sich keineswegs um eine platte oder auch nur abgeplattete Zelle: die chromatische Figur zeigte auch in der Richtung der Sehaxe eine relativ bedeutende Aus-

dehnung, wie sich durch die Mikrometerschraube ergab. — Dies scheint mir denn doch genügend gegen eine solche Theorie zu sprechen; denn zugegeben, dass die Fäden aus dem Zellleib hineingewachsen seien, so müsste jetzt der ursprüngliche Zusammenhang aufgegeben sein. Dadurch wäre aber das Punctum fixum und damit die Möglichkeit, Lageveränderungen der Chromatinmassen zu bewirken, genommen sein.

Ausserdem macht es die, wenigstens bei höheren Thieren, ungemeine Winzigkeit und Unscheinbarkeit der parachromatischen Figur gegenüber der chromatischen doch etwas unwahrscheinlich, dass bei den karyokinetischen Form- und Lageveränderungen die erstere die active, die letztere die passive Rolle spielen sollte.

Die neuesten sehr ausführlichen Beobachtungen Flemming's (11, 223 seq.) über die früheren Stadien der achromatischen Figur haben diese Frage noch keineswegs der Lösung nahe geführt. Die Taf. III, Fig. 34 und 36 gegebenen Abbildungen lassen den Typus der Anordnung wenig erkennen; namentlich hege ich noch Zweifel betr. der behaupteten dicentrischen Anordnung, in Berücksichtigung meiner sehr deutlichen Befunde monocentrischer Anordnung in der Kranzform (und ev. noch im Anfange der Sternform).

Wenn auch Zacharias (l. c.) nachgewiesen hat, dass das Parachromatin schon im ruhenden Kerne vorhanden ist, so ist damit doch noch nicht entschieden, in welcher Form es dort vorhanden ist.

Der Vermuthung Flemming's (11, 227) und Zacharias' (23, 18), dass es die Grundsubstanz des Kernfadens bildet, in welcher die Chromatinkugeln eingelagert sind, kann ich mich nicht anschliessen; ich glaube vielmehr, dass es bereits im ruhenden Kern als selbstständiger geformter Bestandtheil vorhanden ist. Ich kann es mir nicht gut vorstellen, wie man eine Auswanderung und spätere Wiedereinwanderung von Chromatinkugeln in die parachromatischen Fäden mit den thatsächlich beobachteten Form- und Lageveränderungen der chromatischen und der parachromatischen Fäden in Einklang bringen will.

Wir können somit nur sagen: Das Parachromatin ist ein constanter Kernbestandtheil, der sich besonders während der Karyokinese vermehrt, der somit in einem bestimmten, aber bisher noch ganz unbekannten Verhältniss zur Kinese steht, und dessen Form- und Lageveränderungen rein passive, vom Chromatin bedingte Erscheinungen darstellen.

Gehen wir nunmehr zu der Frage über, wie sich aus diesen Bestandtheilen die karyokinetischen Figuren aufbauen.

Wenn sich in einer Flüssigkeit feinvertheilte Mengen einer anderen, nicht mit ihr mischbaren Substanz befinden (wir müssen dabei an ziemlich zähflüssige denken, welchem Zustande sich die hier zu behandelnden Substanzen wohl am meisten nähern), so kann letztere sich verschieden verhalten: ihre Theilchen können entweder das Bestreben haben sich möglich zu fliehen oder sich gegenseitig anzuziehen. Ist ersteres der Fall, so werden sie sich möglichst gleichmässig im Menstruum vertheilen; im entgegengesetzten Falle werden sie, sobald sie einander hinreichend genähert sind, zusammenfliessen. Letzteres sehen wir z. B. bei der Bildung secernirter Stoffe, also bei Fettzellen, Drüsenzellen etc. Die Fetttröpfchen, Secrettröpfchen etc. treten zuerst in äusserst feiner Vertheilung im Zellleibe auf, da sie in dessen ganzem Bereich aus resp. durch sämmtliche Protoplasmatheilchen gleichmässig gebildet werden. Schreitet die Bildung fort, so wird der Zwischenraum allmählich so klein, dass die Anziehung genügt, um eine gegenseitige Annäherung und alsdann eine Verschmelzung herbeizuführen. Diese grösseren Tröpfchen fliessen allmählich wieder zusammen, und so entsehen wenige aber grosse Tropfen. Da diese (mit Ausnahme des Fettes) optisch negativ wirken, so betrachtet man sie einfach als leer.— daher der ungemein passende Name: Vacuolen — und beschreibt die durch diese Einlagerungen bewirkte Anordnung des Protoplasmas, namentlich wenn die Menge der Einlagerungen sehr gross ist und dadurch das Protoplasma auf schmale Zwischenräume eingeengt wird, als „Structuren". Wirkt dagegen die eingelagerte Substanz stark optisch positiv, wie Fett oder Pigment, so spricht man unlogischerweise nicht von Vacuolen und Structuren, obgleich die Anordnung des Protoplasmas ganz dieselbe ist. — Wir wollen diese Art von Structuren als p a s s i v e bezeichnen. Zu ihnen gehört die grösste Mehrzahl dessen, was man bisher als Protoplasmastructuren zu bezeichnen pflegte, namentlich die bekannten der Pflanzenzellen.

Ueberwiegt dagegen die Abstossung der suspendirten Theilchen, so sehen wir letztere sich möglichst gleichmässig im Menstruum vertheilen. Ein Beispiel hierfür sind die eigentlichen Pigmente.

Zwischen diesen beiden Extremen liegt eine dritte Möglichkeit, nämlich die, dass die Anziehung stark genug ist, um die Theilchen

einander bis zur Berührung zu nähern, aber nicht hinreicht, um eine Verschmelzung herbeizuführen.

Sind Anziehung und Anstossung soweit äquilibrirt, dass erstere nur eben hinreicht, um die Berührung der einzelnen Theilchen zu erhalten, so werden sich letztere gleichzeitig noch möglichst gleichmässig im Menstruum zu vertheilen suchen, aber in Fadenform. Wirken nun die suspendirten Theile optisch positiv, so spricht man ebenfalls von Structuren. Wir wollen diese Art als die activen Structuren bezeichnen.

Neben den oben erwähnten passiven Structuren kommen im Zellleibe active Structuren in sehr ausgedehntem Maasse, vielleicht sogar überall, vor, die von Flemming so genannten Mitome, selbst neben resp. innerhalb der passiven oder uneigentlichen Protoplasmastructuren. Bez. des Näheren muss ich auf Abschnitt I der jüngsten Publication Flemmings verweisen, ich will hier nur ein Object anführen, das diese Verhältnisse unter Umständen in wunderbarer Deutlichkeit veranschaulicht und auf das ich im Verlaufe dieser Arbeit noch mehrfach zurückkommen muss: die rothen Blutzellen der Amphibien. Der ganze Zellleib derselben — ich nehme dies aus einer demnächst erscheinenden Arbeit vorweg — ist erfüllt von einem Fadenwerk von gleichmässiger Dicke, das sich nach aussen an der Zellmembran befestigt. Letztere ist homogen und jedesmal von gleicher Dicke (dieselbe wechselt bei beiden mit den verschiedenen Entwicklungsstadien der Zelle) wie das Fadenwerk. Das Fadenwerk ist stark geknäult und bildet nicht einen einheitlichen Faden, sondern ein Netz- oder richtiger Gerüstwerk, aber ohne Verdickung an den Netzknoten. Da die Substanz, die die Maschenräume ausfüllt, stark optisch negativ wirkt, so giebt dies Object ein anschauliches Bild von einer activen Zellprotoplasmastructur gegenüber einer passiven.

Bei den activen Structuren hängt es von der Intensität der Anziehung ab, welche Form das Fadenwerk annehmen soll. Bei einem gewissen Grade vermag ein Theilchen gerade zwei andere zu binden; es entsteht so ein einheitlicher Faden. Wächst die Intensität, so kann hin und wieder auch ein Theilchen drei statt zwei binden; es entsteht ein Netz. Nimmt sie dagegen ab, so wird die Verbindung eine sehr lose und trennt sich an einzelnen Stellen leicht: der Faden zerfällt in getrennte Abschnitte.

Die Chromatinfiguren des Kerns sind active Structuren. Wir müssen nun sehen, wie die einzelnen Figuren als solche zu Stande kommen.

Ich habe es früher (15, 309) noch unentschieden gelassen, in welcher Weise die Chromatinkugeln zu einem Faden vereinigt werden. Inzwischen

habe ich mich aber überzeugt: 1. dass nur die Chromatinkugeln sich färben; 2. dass sie höchst wahrscheinlich nicht durch eine ungefärbt bleibende Substanz zu einem distincten cylindrischen Strange ergänzt werden; 3. dass, wenn überhaupt, nur ein minimaler farbloser Zwischenraum zwischen den einzelnen Kugeln besteht[1]).

Ich werde von dem Stadium ausgehen, wo die Intensität der Anziehung gerade nur zur Bindung je zweier anderer Theilchen hinreicht. Hieraus resultirt ein einfacher einheitlicher Faden, der zugleich das Bestreben hat, sich möglichst gerade zu strecken. Wäre der Raum unbegränzt, so würde der Faden geradlinig, oder, da er ein Faden ohne Ende ist, als Ring verlaufen. Da er aber auf einen hierzu viel zu kleinen Raum angewiesen ist, so muss er sich in Windungen anordnen. Durch sein Bestreben, sich möglichst gerade zu strecken und gleichzeitig sich möglichst gleichmässig im gegebenen Raume zu vertheilen, wird er gezwungen diejenige Form anzunehmen, die wir als Knäul kennen.

Im weiteren Verlaufe der Karyokinese verkürzt und verdickt sich der Faden immer mehr und werden dadurch die mechanischen Verhältnisse immer übersichtlicher; am meisten bei jener, allerdings nicht überall vorkommenden, besonders regelmässigen Knäulform, die durch das Verspäten der Segmentation bedingt wird und die Flemming als Kranzform bezeichnet hat. Es dürfte sich wohl kaum eine andere Art der Anordnung als die in regelmässiger Knäul- oder Kranzform finden lassen, wenn das Problem gestellt würde, einen von einem elastischen Stabe gebildeten Ring innerhalb eines relativ kleinen Raums unter möglichst gleichmässiger Vertheilung in letzterem, unterzubringen. Höchstens könnte noch die Spirale in Frage kommen, doch würde hier die Entstehung dieser Figur unmöglich sein.

Die mechanische Erklärung der Segmentation habe ich in meiner früheren Arbeit auf einem falschen Wege gesucht, insofern sich meine damalige Voraussetzung, dass sie überall als Durchreissen der peripheren Umbiegungen in der Kranzform aufträte, sich als unhaltbar erwiesen hat. Ich gebe sie um so lieber auf, als sie schon damals mich selbst wenig befriedigt hat.

Wir sehen, dass vom Ruhestadium an die Anziehung, welche die einzelnen Chromatinkugeln zusammenhält, mit der Grössenzu-

1) Diese Angaben beruhen nur auf Beobachtungen bei Salamandra — dem einzigen günstigen Object, das mir zu Gebote stand.



nahme der letzteren immer mehr abnimmt. Jetzt ist sie bereits so schwach, dass spontane Trennungen im Verlaufe des Fadens ermöglicht sind. Damit ist jedoch nicht gesagt, dass alle Kugeln sich von einander trennen; die Anziehung reicht wohl noch hin, eine kleinere Anzahl Kugeln, wenn auch nicht mehr, sie sämmtlich zusammenzuhalten. Da die Verhältnisse im ganzen Kerne gleich sind, so wird die Zahl der Kugeln die als Fadensegment vereinigt bleiben, eine annähernd gleiche, mithin auch die einzelnen Segmente annähernd gleich lang sein. Dass in der Zahl der Segmente gewisse Grenzen innegehalten werden — man hat ja sogar concrete Zahlen finden zu können geglaubt — ist nicht auffällig, da die einzelnen Factoren der Segmentbildung bei derselben Zellart annähernd dieselben sind: Grösse und Zahl der Chromatinkugel in Beziehung auf die Masse des Gesammtkerns und der ganzen Zelle. Dass man jemals eine typische Segmentzahl constatiren wird, bezweifle ich dagegen sehr: in kleineren Abtheilungen werden sich kleinere, in grösseren grössere Differenzen ergeben.[1])

Wenn wir die nächste Form, die Sternform, berücksichtigen, so könnten wir glauben, dass für die Länge der Segmente die Dimensionen des vorhandenen Ausbreitungsraumes, also die Durchmesser des Gesammtkerns, maassgebend waren. Dagegen ist aber, abgesehen von dem teleologischen Beigeschmack einer solchen Erklärung, einzuwenden, dass in sehr vielen Fällen die Strahlen des Sterns deshalb schon ein bedeutendes Stück hätten länger sein können. Wir wissen ja auch nicht, ob nicht manchmal wirklich die Strahlen zu lang sind, um sich gleich anfangs, ehe sie sich weiter verdickt und verkürzt haben, gerade strecken zu können. Es müsste dann eine Figur resultiren, wie sie etwa Fig. 19 darstellt — möglich ist es immerhin, dass die Bildung einer „Medusenform“ durch derartige Verhältnisse veranlasst sind.

Für die Anordnung der Chromatinsegmente in der jetzt folgenden Sternform weiss ich ebenfalls keine bessere Erklärung zu geben, als indem ich das Problem stelle, die gegebene Anzahl elastischer Stäbe von gegebener Länge im gegebenen Raum so anzuordnen, dass sie gleichmässig darin vertheilt sind. Ich kann mir keine andere Form construiren, wenigstens keine einfachere. Dabei ist es gleichgültig, ob die Segmente noch dickfädig oder bereits (in Folge der Längsspaltung) feinfädig sind. Die kinetischen Centra der Segmente, also die Mitte des Fadenabschnitts,

---

1) Inzwischen durch Flemming (11, 210) bestätigt.

streben nach dem gemeinsamen Centrum, während die Segmente selbst das Bestreben haben, sich möglichst gerade zu strecken und gleich weit von einander entfernt zu bleiben: das erste bewirkt, dass die Schlingenscheitel central gerichtet sind, das zweite verhindert die spitzwinklige Knickung am Scheitel und bewirkt die radiäre Stellung der freien Enden, das dritte bestimmt die Form der Scheitelkrümmung und verhindert ebenfalls, dass die Einzelcentra sich vollständig dem Gesammtcentrum nähern, u. s. w. u. s. w.; die einzig mögliche Ruhelage ist die des regelmässigen Sterns, wie wir ihn von unsern Präparaten her kennen.

Haben sich in der Kernfigur zwei getrennte Schlingensysteme gebildet, so müssen die Segmente in jedem aus denselben Gründen wieder Sterne bilden, aber in etwas modificirter Weise. Aus denselben Gründen wie beim Mutterstern sind die Schlingenscheitel dem gemeinsamen Centrum zugekehrt, die Schlingenschenkel zu letzterem radiär gestellt; solange das Centrum ausserhalb des Systems liegt, kann nur die bekannte Form des einseitig ausgebildeten Sterns resultiren. Ist das System noch weit von seinem Centrum entfernt, so verlaufen die Schenkel fast parallel; je mehr es sich ihm nähert, desto grösser wird der Winkel, den die beiden Schenkel einer Schlinge mit einander bilden und desto deutlicher tritt bei der Polansicht die Sternform hervor. Sobald das kinetische Centrum im Innern der Figur liegt, würde der Tochterstern dem Mutterstern völlig gleichen, wenn nicht inzwischen ganz andere Verhältnisse eingetreten wären.

Sobald sich die neugebildeten Segmentsysteme weit genug von einander entfernt haben, um vollständig von einander unabhängig zu sein, beginnen sie sich als selbständige Kerne zu consolidiren. Der Kern einer jeden Zellart hat sein bestimmtes Maximum; allerdings innerhalb nicht zu enger Grenzen, aber ein Wachsen in's Unendliche ist doch absolut ausgeschlossen. Mithin hat auch die Chromatinmenge eines Kerns ein Maximum; es giebt Stadien, wo er dieses ungefähr erreicht hat, und andere wieder, in denen er befähigt ist noch viel Chromatin neuzubilden. Es ist das, was ich, zusammen mit der „Ernährungsintensität", oben in Ermanglung eines bezeichnenderen Ausdrucks vorläufig als „Spannungsverhältnisse" bezeichnet habe. Diese „Spannungsverhältnisse" bewirken nun, dass, wie bereits erwähnt, jenseits des Zerfalls des Schlingensystems in zwei selbständige Hälften die Neuaufnahme

von Stoffen in die Chromatinkugeln zu rascheren Spaltungen und damit zu fortwährender Grössenabnahme derselben führt. Letztere scheint aber eine wachsende Zunahme der gegenseitigen Anziehung der Chromatinkugeln zur Folge zu haben, und eine solche manifestirt sich jetzt dadurch, dass die Segmente wieder zu einem einheitlichen Faden zusammentreten.

Aus denselben Gründen wie bei der entsprechenden Mutterform muss wieder eine Knäulform entstehen; dieselbe ist gemäss ihrer Entstehung aus einem einseitig ausgebildeten Stern ebenfalls nur in Bezug auf die Theilungsaxe regelmässig und kann sich ebenfalls wegen schon vorher eintretender Veränderung nicht zur vollen Regelmässigkeit ausbilden. Wir finden daher in der Verlaufsrichtung des Fadens noch Anklänge an unvollkommen radiäre Anordnung des Tochtersterns — nach Retzius (18, 122) soll man Aehnliches noch bis ins Ruhestadium hinein wahrnehmen lassen, was ich aber bis jetzt nicht habe beobachten können.

Je kleiner die Chromatinkugeln werden — und dies findet statt bis zu jedem Stadium, das ich als das der „Theilungsreife" bezeichnet habe — desto grösser wird ihre gegenseitige Anziehung. Der Faden wird daher nicht nur fortwährend länger, seine Knäuelung immer enger, sondern er bleibt auch nicht mehr einfach: einzelne Kugeln binden mehr als zwei andere (mehr als drei sind nicht erforderlich) und so entstehen zwischen benachbarten Windungen Verbindungsstücke. Die Knäulform mit einheitlichem, in sich selbst zurücklaufendem Faden geht dadurch in ein Netz- oder Gerüstwerk über.

Die Grössenabnahme der Kugeln und die Hand in Hand damit gehende complicirtere und engmaschigere Anordnung des Gerüstwerks erreicht ihren höchsten Grad in dem „Ruhestadium".

Dass in diesem Stadium wirklich ein Maschenwerk und nicht etwa ein sehr enger Knäul vorliegt, glaube ich nach meinen Beobachtungen entschieden behaupten zu müssen. An welchen Stellen aber kommt die Maschenbildung zu Stande? Man sollte nach den Angaben über die „Netzknoten" erwarten, dass es die etwas grösseren Kugeln wären, die mehr als zwei andere zu binden vermöchten; womit ich aber keineswegs einverstanden bin. Die „Netzknoten" sind allerdings Verdickungen des Fadens selbst aber nicht etwa grosse Chromatinkugeln, sondern Anhäufungen von kleinen. Möglicherweise begünstigt das Zusammenlaufen mehrerer

Fäden in einem Punkte die Entstehung solcher Anhäufungen; keineswegs aber sind diese Fadenverdickungen unumgänglich erforderlich für die Bildung von Maschen, das beweisen Beobachtungen an ähnlichen Fadenstructuren.

Wir sehen dies bei den bereits erwähnten Fadenstructuren, die sich im Zellleib der rothen Blutkörperchen der Amphibien finden und die unter Umständen bedeutend günstiger sind als die dickfädigsten Structuren der grössten Kernarten.

Bei der unverletzten Zelle glaubt man eine knäulartige Anordnung des Fadenwerks zu sehen. Es gelingt aber bisweilen an zertrümmerten Zellen, kleinere Partien des Maschenwerks flächenhaft ausgebreitet zu erhalten, und man sieht dann auf's Deutlichste und unter strengem Ausschluss jeder Möglichkeit einer durch artificielle Verklebung hervorgerufenen Täuschung, dass es sich um wirkliche Maschenbildung handelt. Nie ist aber die Stelle, wo mehrere Fäden sich vereinigen, durch eine merkliche Verdickung ausgezeichnet.

Ich glaube deshalb, dass nicht das Vorhandensein von Verdickungen, sondern die allgemeinen „Spannungsverhältnisse“ für die Maschenbildung maassgebend sind; dass also letztere ebenso wie die Orte der Fadentrennung bei der Segmentation, so auch die Orte eines gesteigerten Bindevermögens bei der Maschenbildung bestimmen.

Ist im Stadium der Theilungsreife ein gewisses Maximum der Chromatinmenge erreicht, so tritt damit ein Wendepunct in den „Spannungsverhältnissen“ des Zellkerns ein. Jetzt hört die Neuaufnahme von assimilirbaren Stoffen in die Chromatinkugeln auf eine Spaltung derselben zu bewirken; sie veranlasst eine bleibende Vergrösserung und ein Verschmelzen der einzelnen. In dem Gerüste bildet sich eine Art Hauptbahn, ein Faden ohne Ende aus, indem die einzelnen Kugeln infolge ihrer Grössenzunahme ihre Bindefähigkeit für mehr als zwei benachbarte Kugeln einbüssen; die Zwischen- oder Schaltstücke, wie man sie nennen mag, werden durch Verschmelzung aufgezehrt. Wir gelangen so zu der Knäulform zurück, von der wir diesmal aus Opportunitätsgründen ausgegangen sind.

Das Prochromatin der Nucleolen tritt auf, wenn die Neuaufnahme von Stoffen in die Chromatinkugeln zu Spaltungen derselben führt, und zwar erst zu einer späteren Zeit, wenn die Figur bereits sehr feinfädig, die Kugeln also sehr klein sind. Im Anschluss an die bestehenden Chromatinkugeln entsteht es wohl jedenfalls;

ob es aber durch besonders weitgehende Spaltung (in je zwei gleiche Spaltproducte) oder durch Abspaltung (unter Bildung ungleichwerthiger Spaltungsproducte) entsteht, muss ich wie gesagt, dahingestellt sein lassen. — Soweit ich dies mit Sicherheit feststellen konnte (bei Hydra z. B. lassen sie sich ganz gut von gleich grossen sog. Netzknoten unterscheiden), liegen die Nucleolen von Anfang an innerhalb der Maschen und nicht im Verlaufe der Chromatinfäden.

Bei ihrem ersten Erscheinen sieht man sie sehr zahlreich und gleichmässig durch den Kern vertheilt, aber von sehr geringem Einzelvolumen. Allmählich verschmelzen die einander nächsten zu grösseren Nucleolen, diese wieder zu noch grösseren, bis zuletzt nur noch ein einziger vorhanden ist. Es ist somit ein ähnliches Verhalten, wie es die Secret- und Fetttröpfchen im Zellleib zeigen (s. oben) [1]).

Bei dem Beginn der Karyokinese verschwindet der Nucleolus wieder, nicht in toto in die Chromatinfigur aufgenommen, sondern allmählich aufgezehrt werdend. Wir dürfen wohl annehmen, dass dieselben „Spannungsverhältnisse, die, durch von aussen her auf Zelle und Kern einwirkende Einflüsse bedingt, die Bildung grösserer Chromatinkugeln bewirken und so die Karyokinese einleiten, auch den Zerfall des Nucleolus in seine Primitinkörnchen veranlassen.

Der parachromatischen Figur, den sog. Spindelfasern, kann ich gar nicht einmal die Bedeutung einer ächten resp. activen Structur zugestehen. Sie stellt optisch differente Bestandtheile des Achromatins dar, die sich an Orten ansammeln, die durch die

1) Die zur Verschmelzung erforderliche Ortsbewegung der Nucleolen scheint mir gegen eine Einlagerung in die Chromatinbalken, wie sie Flemming (11, 153) wenigstens als Regel ansieht, zu sprechen; ebenso das häufige Missverhältniss des Durchmessers. Bei Hydra z. B. beträgt der grösste Durchmesser des ruhenden Kerns ca. 12 μ, der des Nucleolus 3 μ; der des stärksten Chromatinbalkens dagegen ist verschwindend klein und entzieht sich jeder Messung. Dies schliesst jedoch nicht aus, dass er z. B. vom Chromatingerüst ziemlich eng umsponnen und so bis zu einem gewissen Grad an seinen Ort fixirt sei. — Indessen scheint mir diese ganze Frage von untergeordneter Bedeutung zu sein; die Hauptsache ist mir, dass die Substanz der Nucleolen etwas von Chromatin Verschiedenes ist, und darin stimmen ja Flemming (11, 146 seq.) und ich überein.

kinetischen Centra der Chromatinfigur gegeben werden; wie ich oben auseinander gesetzt habe. Die etwaigen „Polkörperchen,“ — ich selbst habe, wie gesagt, keine beobachten können, — gehören wahrscheinlich in dieselbe Kategorie.

Die Ansammlung des Pigments in den Polgegenden sowie das Auftreten von Radienphänomenen („Sonnen“) im Ei etc. sind ähnliche Erscheinungen, die aus den Einwirkungen der „Combinationscentra“ (Pole) auf den Zelleib hervorgehen.

Ein Haupteinwand, der gegen meinen Versuch einer mechanischen Erklärung des karyokinetischen Processes geltend gemacht werden wird, wird jedenfalls der sein, dass wir nur ausnahmsweise die Figuren in der von der Theorie vorausgesetzten Regelmässigkeit sehen. Das kann aber überhaupt gar nicht anders sein. Die einzelnen Stadien sind ja nicht durch längere Pausen gänzlicher Ruhe unterbrochen, sondern aus jeder Figur geht sogleich wieder die nächste hervor. Die meisten Unregelmässigkeiten sind solche Uebergangserscheinungen, manche freilich auch wirkliche Störungen pathologischer Natur, die theils wieder überwunden werden, theils zu einer Verkrüpplung führen.

Da wir nur selten die Lagerung der Figur im Gesichtsfelde beeinflussen können, und häufig auch die Beziehung der Sehaxe zur Theilungsaxe nicht genau zu bestimmen vermögen, so sind wir auch insofern häufig Irrthümern ausgesetzt, als wir uns aus dem Gesehenen ein falsches Bild von dem Aufbau der Figur construiren — Andere Fehlerquellen sind in der Anwendung von Reagentien gegeben, ohne welche wir nun einmal die feineren Verhältnisse nicht studiren können.

Wollen wir in der eingeschlagenen Richtung etwas erreichen, so müssen wir mit den regelmässigen Erscheinungen beginnen, sollten wir auch etwas schematisiren müssen, um die Regelmässigkeit herzustellen; die Abänderungen und Correcturen, die angebracht werden müssen, um das Schema mit der objectiven Wirklichkeit in Einklang zu bringen, werden sich später schon von selbst ergeben. Hat man es doch in allen früheren Fällen ebenso machen müssen, wenn es sich darum handelte, die Gesetze der theoretischen Mechanik auf concrete Naturerscheinungen anzuwenden.

Wenn wir die Ergebnisse der bisherigen Betrachtungen kurz zusammenfassen, so ergiebt sich folgendes Schema für den karyokinetischen Modus der Zelltheilung:

1) Im ausgebildeten Ruhestadium der (Mutter- und der Tochter-) Zelle fällt das kinetische Centrum des Zellleibes und das des Kernes zusammen, die Gesammtzelle ist also monocentrisch.

2) Es treten infolge besonderer Ernährungsverhältnisse zwei

Centra im Zellleib auf, während der Kern noch einheitlich centrirt bleibt. Aus der Combination der beiden Zellleibscentra und des einheitlichen Kerncentrums resultiren die beiden neuen Gesammtzellen-Centra (die „Pole").

3) Der Kern giebt aus denselben Gründen wie der Zellleib sein einheitliches Centrum mehr und mehr auf und bildet zwei neue Centra, deren jedes mit dem entsprechenden Zellleibscentrum zusammen die beiden Componenten des neuen Gesammtzellen-Centrums darstellen.

4) Die fortdauernden Ausgleichsbestrebungen zwischen Kerncentrum, Combinationscentrum und Zellleibscentrum lassen primär das Kerncentrum, secundär das Combinationscentrum immer weiter polwärts rücken, bis schliesslich alle drei wieder zusammenfallen.

In welchen Zellbestandtheil haben wir demnach die „richtenden Kräfte" der Karyokinese zu regeln?

Dass der Kern allmählich an den Ort des Zellleibscentrums rückt, ist einfach die Folge davon, dass in der Zelle der Kern den beweglichen Theil darstellt. Da wir den ganzen Vorgang innerhalb des Rahmens der Zelle betrachten, so muss, wenn auch Zellleib und Kern beide gleichmässig dem Combinationscentrum zustreben, der optische Eindruck der sein, dass nur der Kern sich zu ihm heranbewegt. Jedem Vorrücken des Kerns entspricht aber wieder eine polwärts gerichtete Verlagerung des Combinationscentrums, und so kann eine Ruhelage erst eintreten, wenn alle drei Centra zusammenfallen.

Immerhin ist aber bis soweit der primäre Anlass zur Karyokinese durch den Zellleib, nämlich durch das Auftreten zweier kinetischen Centra in demselben, gegeben. Untersuchen wir nun aber, was wieder dieser Erscheinung zu Grunde liegt.

Ausschliessliche Angelegenheit des Zellleibes ist diese Bildung zweier Centra meiner Auffassung nach keinenfalls. Dieselben Ursachen, die die anregenden Veränderungen im Zellleibe bewirken, haben gleichzeitig auf den Kern eingewirkt (Ernährungsintensität; s. oben); veränderten „Spannungsverhältnissen" des Zellleibes entsprechen veränderte Spannungsverhältnisse des Zellkerns. Letztere begünstigen es, dass die Theilungsbestrebungen des Zellleibes zum Ausdruck kommen, indem sie die geschlossene Einheit des Kerns mehr und mehr lockern, und damit seinen concentrirenden Ein-

fluss auf den Zellleib schwächen. Um ein Bild zu gebrauchen, der Kern wird mehr und mehr regierungsunfähig; je weniger er in sich selbst einig ist, desto weniger kann er sein Reich zusammenhalten, und seine eigene Schwäche ermöglicht erst das Aufkommen particularischer Tendenzen im Zellleib.

Die (potentielle) Theilung des Zellleibes und die (factische) Theilung des Kernes stehen also in dem Verhältniss zu einander, dass sie unabhängig von einander, aber aus gemeinschaftlichen Ursachen hervorgehen [1]) und gleichzeitig, aber in gleichem Schritt, neben einander einhergehen.

Als rein passiv von der Zellleibstheilung abhängigen Vorgang darf man die Kerntheilung nicht auffassen, wie ich oben gezeigt habe; dasselbe gilt aber umgekehrt wieder für die Zellleibstheilung.

Welche Bedeutung hat darnach der Kern für die Zelle?

Wir müssen eine potentielle Zelltheilung von der factischen unterscheiden. Letztere ist ein durchaus selbständiger Vorgang, der darin besteht, dass in den neutralen Zonen, die durch die potentielle Zelltheilung geschaffen sind, besondere Processe stattfinden, entweder Auftreten specieller Modificationen in der Substanz des Zellleibes (Scheidewandbildung) oder Eintreten von Continuitätstrennungen (Abschnürung). In den mehrkernigen Zellen haben wir entweder potentielle Zelltheilung (die bisweilen auch optisch wahrnehmbar ist, indem sich die neutralen Zonen durch Ansammlung besonderer Substanzen oder durch besondere Anordnung des Zellleibinhalts markiren) oder die Zelle bleibt ungetheilt, indem für den einheitlichen Kern ein System von Kernen eintritt. Im Folgenden ist unter Zelltheilung immer nur die potentielle zu verstehen.

Zur Zelltheilung ist erforderlich Zellleibstheilung und Kerntheilung. Beide entstehen selbstständig neben einander aus denselben Ursachen, und müssen beide zusammenkommen, um als Resultat die Bildung neuer Zellen zu ergeben.

Kerntheilung kann auch ohne Zellleibtheilung eintreten und durchgeführt werden. Zellleibtheilung kann vor der Kerntheilung beginnen und auch ohne letztere bis zu einem gewissen Grade fortschreiten, aber niemals perfect werden, wie namentlich aus

1) Die Erscheinung, dass in vielkernigen Zellen häufig die einzelnen Kerne dasselbe karyokinetische Stadium zeigen, ist einfach eine Folge davon, dass innerhalb einer Zelle alle Kerne unter gleichen Ernährungsverhältnissen stehen und von Anfang an gestanden haben.



den Beobachtungen über Zellvermehrung durch Sprossung[1]) (Flemming 11, 328 seq.; 355) hervorgeht. Für den Process der Zelltheilung ist also die Kerntheilung der richtigere der beiden Vorgänge.

Nach allem diesen sehe ich auch heute noch den Kern als das eigentliche „Theilungsorgan" der Zelle an, allerdings in etwas anderer Weise als bisher. Ich hatte früher den Theilungsvorgang allzu ausschliesslich in den Kern verlegt und diesen den sozusagen willenlosen Zellleib in autokratischer Machtvollkommenheit theilen lassen. Jetzt, nun ich die active Betheiligung des Zellleibes nicht mehr in Abrede stellen kann, muss ich den Antheil der Kerntheilung an der aus dem Zusammenwirken von Kerntheilung und Zellleibtheilung resultirenden Zelltheilung als regulatorische Art bezeichnen.

Der Kern ist somit der Repräsentant der Einheitlichkeit der Zelle, er ist der Träger derjenigen Eigenschaften, die erst die Zelle als Individuum qualificiren.

Gegen die entgegengesetzte Auffassung, die den Kern als ein minderwerthiges[2]) Organ, nämlich als Ernährungsorgan der Zelle betrachtet, muss ich einwenden, dass wir die Anzeichen des Stoffwechsels: Bildung differenter Stoffe der verschiedensten Art, hauptsächlich, ja fast ausschliesslich im Zellleibe vorfinden, und zwar in solcher Anordnung, dass wir ihre Entstehung aus resp. an den Protoplasmatheilchen, und zwar allen im ganzen Umfange des Zellleibes, deutlich erkennen können; der Stoffwechsel im Kerne tritt hiergegen ganz zurück.

Einer unserer gefeiertsten Histologen, Kölliker, sagt in der Einleitung zu seinem allgemein bekannten Handbuche der Gewebelehre (S. 2): „— — — dieser Stand der Gewebelehre wird solange

1) Auf die speciellen Verhältnisse der Zell- und Kerntheilung mit ungleicher Grösse der Theilungsproducte näher einzugehen muss ich leider verzichten, um den Aufsatz nicht allzu weitschweifig werden zu lassen.

2) Selbstverständlich in demselben Sinne, in dem wir, wenigstens meistens, das Gehirn als ein wichtigeres Organ gegenüber dem Magen bezeichnen; obgleich für das Fortbestehen des Organismus das Denken eher entbehrlich ist als die Ernährung. — Es wäre übrigens ein ganz zutreffendes Bild, wenn man den Zellkern als das „Gehirn der Zelle" bezeichnen würde.

„dauern, als es nicht gelingt, um ein Wesentliches weiter in „die Tiefe des Baues der lebenden Wesen zu schauen und „auch die Elemente zu erfassen, aus denen das, was „wir jetzt noch für einfach halten, zusammengefasst „ist u. s. w., u. s. w."

Nun habe ich gehofft, dass die, wenn auch noch so entfernte, Aussicht auf Erreichung dieses Zieles, wie sie in meinen Beobachtungen über das Verhalten der Chromatinkugeln bei der Karyokinese gegeben zu sein schien, die Histologen anregen würde, in dieser Richtung weiter zu arbeiten. Das ist aber nicht der Fall gewesen. Zum Theil mag es die immerhin berechtigte Scheu sein, schon jetzt in neue Tiefen hinabzusteigen, so lange man noch so vieles nicht genügend erforscht und sichergestellt hat, was man dann hinter sich zurücklässt. Indess halte ich diesen Grund für unzureichend; die neugewonnenen Resultate werden auch manche der alten Fragen beantworten helfen, und Entdeckungsreisende pflegen ja auch nicht jeden Fussbreit Landes topographisch aufzunehmen, ehe sie weiter ins Unbekannte vordringen.

In den Chromatinkugeln haben wir nun anscheinend solche vielgesuchten Formbestandtheile einfacherer Ordnung. Die sämmtlichen Form- und Lageveränderungen der Kernfigur verlieren viel von ihrem Unverständlichen, wenn wir sie als aus einzelnen, relativ selbstständigen Kugeln zusammengesetzt betrachten dürfen. Die Kräfte, die wir supponiren müssen, um jetzt diese Veränderungen zu erklären, sind so einfacher Natur, wie wir sie den hypothetischen Molekeln beizulegen pflegen.

Wenn meine Theorie, wie ich sie in der früheren Arbeit auseinandergesetzt und hier mit unwesentlichen Abänderungen in breiterer Ausführung wiederholt habe, auch noch keineswegs allen Anforderungen genügt, so scheint sie doch ein Verständniss der eigentlichen Mechanik der karyokinetischen Vorgänge anzubahnen. Und mehr prätendirte jener Aufsatz nicht; er sollte einen Versuch, einen „Vorschlag zur Güte" vorstellen, wie ich mehrfach in jenem Aufsatze selbst und auch noch späterhin ausdrücklich betont habe.

Um den Kerntheilungsvorgang mit Hülfe der Chromatinkugeln dem Verständnisse näher zu führen, bin ich in jener Arbeit von der Fiction ausgegangen, als seien die Chromatinkugeln wirkliche Molekeln. Ich wollte dadurch hauptsächlich die Umständlichkeit vermeiden, für diese Dinge erst einen neuen Namen einzuführen,

etwa „Moleculoid", i. e. etwas, was sich ganz ähnlich wie ein Molekel verhält, ohne nothwendig ein wirkliches Molekel sein zu müssen; einfacher schien mir, sie direct als Molekeln in die Rechnung einzustellen, und um diese Substitution nicht allzu gewagt erscheinen zu lassen, habe ich nachzuweisen gesucht, dass sie möglicherweise auch wirkliche Molekeln sind. Dies scheint vielfach missverstanden zu sein und scheint man den Hauptpunkt der Arbeit darin zu suchen, dass ich dächte sichtbare Molekeln nachgewiesen zu haben (es muss das anscheinend etwas Entsetzliches sein, obgleich ich nicht recht einsehe, inwiefern es eigentlich gegen Anstand und gute Sitte verstösst); während ich das Hauptgewicht darauf legte, morphologische Elementarbestandtheile aufgefunden zu haben, die einen Anhalt zu mathematisch-physikalischer Erklärung biologischer Processe zu geben scheinen. Um es rund heraus zu sagen: es ist mir völlig gleichgültig, ob die Chromatinkugeln Molekeln sind oder nicht; es handelt sich für mich nur darum, ob sie in mechanischer Beziehung mehr oder weniger genau den Anschauungen entsprechen, die wir bisher mit dem Begriff der Molekel, i. e. eines bis zu einem gewissen Grade einheitlichen Massentheilchen, verbunden haben.

Die einzige Publication, die sich bisher mit meinem Erklärungsversuche beschäftigt hat (5), ist leider eine so wenig gründliche, dass sich nur schwer eine lohnende Controverse daran anknüpfen lässt. Der (mir persönlich unbekannte) Verfasser „schlachtet" mich einfach mit einigen kühnen Beobachtungen und einigen Citaten aus Schriftstellern ganz fremder Fächer ab.

Es ist überhaupt für einen Anfänger etwas gewagt, Leistungen anderer Forscher kritisiren zu wollen, sofern es sich nicht um einen Vergleich von eigenen und fremden Angaben über beobachtete Thatsachen, sondern um eine Beurtheilung von daraus gezogenen Schlüssen und gewonnenen Anschauungen handelt. Es gehört dazu eine Objectivität des Urtheils und eine umfassende Beherrschung des wissenschaftlichen Materials, wie man sie nun einmal erst in reiferem Alter erlangt. Was der Verfasser jener Kritik an meiner Arbeit tadelt, darin sündigt er selbst am allerärgsten! Während ich sämmtliche Behauptungen, Folgerungen, Verallgemeinerungen etc. etc. stets ausdrücklich als „möglich", höchstens als „wahrscheinlich" bezeichne und schliesslich das Ganze den Histologen nur zur Prüfung und Begutachtung vorlege, ja, in einer späteren (aber durch Zufall früher erschienenen) Arbeit (17, 130) direct die Ansicht ausspreche, dass sich aus meiner Theorie erst nach Eliminirung vieles Unbrauchbaren und Unrichtigen ein brauchbarer Kern werde

herausschälen lassen — spricht der Herr Verfasser in einem apodiktischen Tone, wie er höchstens einem Altmeister der Wissenschaft anstehen würde.

Der Herr Verfasser darf sich nun nicht wundern, wenn ich seine Berechtigung zu einem solchen Tone der Kritik nicht ohne weiteres anerkannt, sondern erst einer näheren Prüfung unterzogen habe; und letztere ist eben nicht sehr brillant ausgefallen. Zum Beweise erlaube ich mir, den Herrn Verfasser auf eine eigene Arbeit (4) aufmerksam zu machen (leider die einzige, die mir bisher zugänglich geworden). In derselben stellt er es als zweifellose Thatsache hin (S. 133), dass bei dem dort behandelten Object die Elemente der Kernplatte, also die chromatische Figur, aus den Nucleolen hervorgingen! — Zwar ist, wenn ich mich recht erinnere, schon in früheren Zeiten einmal eine derartige Vermuthung laut geworden, aber jedem, der einigermaassen mit dem Studium der Karyokinese vertraut war und die damals auf diesem Gebiete bereits erschienenen Arbeiten kannte, musste eine Gänsehaut überlaufen, wenn er eine solche Ansicht nunmehr als feststehendes Factum aufgetischt sah. Wie sollte sich dies denn mit den übrigen Angaben reimen? es wäre ja ein fundamentaler Unterschied, wenn die chromatische Kernfigur das eine Mal aus dem Kerngerüst, das andere Mal aus dem Nucleolus hervorginge! Trotzdem wird diese Behauptung nur in kahlen, dürren Worten mitgetheilt, während eine Berücksichtigung dieses fundamentalen Unterschiedes um so eher geboten war, als eine Autorität auf dem Gebiete der Kerntheilungslehre wie Flemming in einer, noch dazu in jener Arbeit selbst citirten Abhandlung (7, 197) sich nach einer längeren Begründung dahin ausspricht, dass „. . . . die Nucleolen überhaupt keinerlei morphologischen Antheil an der Kernvermehrung nehmen — was sich aus dem Mitgetheilten wohl von selbst ergiebt.“ — Und worauf stützt denn der Herr Verfasser seine weittragende Entdeckung? Einfach auf das Auffinden einiger höchst unvollkommener Zwischenformen bei gehärteten Präparaten. Dem sachverständigen Leser musste sofort klar werden, dass der Irrthum durch die angewandten Reagentien hervorgerufen war, namentlich den Alkohol, der hier, wie so oft, die chromatische Fadenfigur „verklumpt“ hatte. Wer aber so leicht in solche Grundirrthümer verfällt und sie dabei mit solch apodiktischer Sicherheit als unbestreitbare Wahrheiten hinstellt, der möge sich lieber hüten, Ansichten anderer, die so wohlüberlegt, so nach pro und contra erwogen sind und die schliesslich doch nur unter möglicher Reserve gegeben werden, in einem solchen Unfehlbarkeitston schlechthin zu verwerfen. Wenn sich der Herr Verfasser erst länger und gründlicher mit der Wissenschaft beschäftigt haben wird, wird er schon lernen misstrauischer gegen sich selbst und toleranter gegen andere zu sein.

Der Verfasser bedient sich bei der Kritik meines Aufsatzes eines kleinen Kunstgriffs, der ihm allerdings das Kritisiren sehr erleichtert, gegen den ich aber entschiedene Einsprache erheben muss: während ich mich einer bis zur Geschraubtheit reservirten

Ausdrucksweise befleissigt hatte, stellt er meine Angaben dar, als seien sie mit derselben apodiktischen Sicherheit hingestellt, mit der — der Herr Verfasser seine eigenen Behauptungen trotz ihrer bisweilen so leicht nachweisbaren Unhaltbarkeit hinzustellen liebt.

So hat z. B. meine Theorie nie „den Anspruch erhoben, die Karyokinese zu erklären“ (S. 668); ich wandte die vorsichtigeren Ausdrücke an: „an Verständlichkeit gewinnen lassen“ (S. 298), „Aussicht auf ein besseres Verständniss eröffnen“ (S. 301), „unserem Verständniss bedeutend näher rücken“ (S. 302) u. s. w. Dass ich gar „wirkliche Molekeln der directen Beobachtung zugänglich gemacht haben will“, wie mir ebendaselbst imputirt wird, ist eine, absichtliche oder unabsichtliche, Verdrehung meiner Worte. Ich habe die Chromatinkuln „elementare, mit gewissen molecularen Eigenschaften begabte Bestandtheile des Kerns“ (S. 298) genannt; der Einfachheit halber habe ich sie direct als Molekeln in die Rechnung eingestellt; und um diese Substitution als zulässig zu erweisen, habe ich nachzuweisen gesucht, dass sie sich in verschiedenen Beziehungen so verhalten, als wenn wir in ihnen wahre Molekeln vor uns hätten. Immerhin habe ich nur verlangt, man solle „die Möglichkeit, dass die Chromatinkugeln Molekeln sind, als discutabel zulassen“ (S. 301). — Eine bewiesene Hypothese ist keine Hypothese mehr. Wenn ich „wirkliche Molekeln der directen Beobachtung zugänglich gemacht haben will“, so gebe ich damit an, eine Thatsache aufgefunden zu haben, und alsdann wäre es widersinnig, von einer „Hypothese zu sprechen, noch dazu von einer solchen, „die nach meiner Ueberzeugung die grösste Wahrscheinlichkeit für sich hat, „aber auch dann, wenn man dies nicht wird, zugeben wollen, ganz besonders geeignet ist, „uns die hier berührten Vorgänge zu veranschaulichen“ (S. 299).

Schliesslich habe ich ausdrücklich und mit klaren Worten als das einzig Feststehende angegeben, dass die Fäden aus Kugeln zusammengesetzt sind. Und zwar habe ich die Existenz der Chromatinkugeln nur für gehärtete Präparate behauptet und ausdrücklich die Frage offen gelassen, ob sie auch intra vitam existiren (S. 310)! Eine solche Vorsicht in den Behauptungen hätte nicht nur dem Verfasser jener Kritik genügen müssen, sondern könnte ihm auch ganz gut als Vorbild bei späteren eigenen Arbeiten dienen!

Nun zur Kritik selbst. Der Verfasser wirft mir vor: 1) ich hätte „für unbekannte Dinge neue Ausdrücke eingeführt, wodurch natürlich nur scheinbar eine Erklärung möglich wird“; 2) meine, Hypothese „geriethe mit bisher anerkannten, gut begründeten, theoretischen Vorstellungen in Widerspruch.“

Der erste Vorwurf ist mir unverständlich geblieben. Welche sind denn die neuen Ausdrücke? Ich glaube allen Ernstes, dass es sich hier um einen Lapsus calami handelt.

Der zweite Vorwurf wird näher begründet — beim ersten ist

es bedauerlicherweise unterlassen. Der Verfasser behauptet zuerst, dass man, wenn man meinem Gedankengange folge, dem Zellprotoplasma eine complicirtere Zusammensetzung und somit auch ein höheres Moleculargewicht zuschreiben müsse als dem Chromatin.

Es würde mich zu weit führen, wollte ich mich mit dem geehrten Herrn Verfasser in einen erschöpfenden Discurs darüber einlassen, ob Zellprotoplasma oder Zellkern „höhere" Functionen wahrzunehmen haben. Dass gewisse Functionen als „animale" bezeichnet werden, beweist durchaus noch nicht, dass sie höhere sind in der hier gemeinten Bedeutung des Worts. Wenn der Herr Verfasser unter den animalen Functionen die von Alters her als solche aufgezählten: Reizbarkeit, Empfindung, Bewegung versteht, so kann ich darin keine „höheren" erblicken. Sie besagen weiter nichts, als dass von aussen kommende mechanische oder chemische Angriffe gewisse physikalisch leicht erklärbare Wirkungen auf das Protoplasma ausüben. Was ist Reizbarkeit? Gerade bei den niedrigen Organismen, auf die der Herr Verfasser so freundlich ist meine Aufmerksankeit zu lenken, können wir uns am besten überzeugen, dass sie nur quantitativ, aber nicht qualitativ verschieden ist von dem, was wir bei den anorganischen Körpern wahrnehmen. Reizbarkeit ist die Eigenschaft, von aussen mitgetheilte Bewegungen in eine andere Form umzusetzen, Empfindung dasselbe, nur mit mehr Rücksicht auf die Umsetzung selbst, und Bewegung schliesslich das Ergebniss der Umsetzung. Wenn wir z. B. Lymphkörperchen unter dem Mikroskop betrachten, so müssen wir uns sagen: wir können uns ebensogut einen anorganischen Stoff denken, der durch Zufuhr von Sauerstoff oder durch Einwirkung von Wärme an den zuerst und vorzüglich davon betroffenen Stellen Veränderungen seiner chemischen Zusammensetzungen erleidet; bei dem diese Veränderungen innere Strömungen verursachen; bei dem diese Strömungen eine Verlegung des Schwerpuncts und letztere weder partielle oder totale Ortsveränderung herbeiführen. Worin liegt denn der eigentliche Unterschied zwischen einer solchen Substanz und einem noch so niedrigen Organismus? In einer ganz anderen Sache, in dem Auftreten von Individualitätserscheinungen höherer Ordnung. Die beiden einzigen Individualitätserscheinungen in der anorganischen Welt sind das Atom und die Molekel; in der organischen Welt kann man wenigstens noch zwei mehr unterscheiden, die Zelle

und den Organismus, die ebensowohl untheilbar sind wie die ersteren, denn eine halbe Zelle ist keine Zelle mehr.

Diese Individualitätserscheinung findet sich bei der als Zelle bezeichneten Einheit bald nach ihrem ersten deutlichen Auftreten mit dem Auftreten von centralen Gebilden verbunden, die sich, je weiter aufwärts, desto deutlicher als die eigentlichen Träger dieser Individualitätserscheinungen manifestiren. Wenn somit das Leben einer Zelle darin besteht, dass sie ein Individuum darstellt, und der Kern wiederum derjenige Zellbestandtheil ist, der hauptsächlich den einheitlichen Charakter der Zelle repräsentirt, so muss ich den Kern, und in ihm wieder nach den Ergebnissen der Karyokinese das Chromatin als denjenigen Zellbestandtheil betrachten, von dem „die höheren vitalen Processe ausgehen“ (S. 299).

Nun aber zum Hauptpunct, zu dem, der wohl hauptsächlich „mit den bisher anerkannten, gut begründeten, theoretischen Vorstellungen in Widerspruch“ steht. „Eine Molekel kann nicht wachsen!“ Da frage ich denn doch, warum nicht? Nimmt eine Molekel Kohlenoxyd ein Atom Sauerstoff auf, so ist es eben gewachsen; es ist kein Kohlenoxyd mehr, sondern ist zum Kohlendioxyd herangewachsen, gerade wie ein Knabe, wenn er sehr wächst, ein Mann wird. Ein Mann ist aber kein Knabe, und folglich kann ein Knabe nicht wachsen, könnte man nach des Verfassers Logik behaupten. Eine Molekel Kohlenoxyd wird durch Wachsen zu etwas anderem, was nicht Kohlenoxyd ist; gilt aber dasselbe für Chromatin, für die Protoplasmastoffe? Ganz gewiss nicht, denn sie sind keine chemischen Körper von bestimmter Molecularformel, wie Kohlenoxyd[1]).

Wie sollen sich Zellen vermehren, wenn nicht Protoplasma neugebildet wird? Wenn der Herr Verfasser meint, dass Protoplasma und ähnliche Stoffe chemische Körper von feststehender Zusammensetzung darstellten, wie erklärt er sich dann die Neubildung? Ich kann sie mir nicht anders vorstellen als durch allmählichen Aufbau, und dann müssen wir nebeneinander Molekeln von verschiedener Zusammensetzung haben, bei denen wir doch wohl nie bestimmen können, was Protoplasma ist und was nicht. — Wenn in eine Molekel, die aus nur wenigen Atomen aufgebaut

1) Ausführlicheres über diesen Punct findet der Herr Verfasser bei Flemming (11, 78 seq.) zusammengestellt.



ist, ein neues Atom eintritt, so werden sich Eigenschaften etc. natürlich bedeutend ändern, aber um so weniger, je complicirter die Molekel gebaut ist. Es spricht wohl nichts gegen die Annahme, dass eine Molekel $C_a H_b O_c N_d S_e Fe_f P_g$ . . . . nach dem Eintritt resp. Austritt einer einfachen Atomgruppe annähernd dieselben Eigenschaften behält.

Da wir bisher keine Beweise für irgend eine Art von Urzeugung haben, sondern alles dafür spricht, dass Protoplasmamolekeln nur im Anschluss an bereits bestehende entstehen, so ist es für mich nur denkbar, dass sie durch eine Art Spaltung der letzteren entstehen. Dieser Spaltung muss aber ein Zustand vorausgehen, in welchem die beiden neuen Molekeln noch zu einer vereinigt waren, also eine Art Polymerie. Was ist nun Protoplasma, der Körper $C_a H_b O_c N_d S_e Fe_f P_g$ . . . . oder der hieraus durch succesive Aufnahme von C, H, O, N, S, Fe, P . . . . gebildete Körper $C_{ax} H_{bx} O_{cx} N_{dx} S_{ex} Fe_{fx} P_{gx}$ . . . . , oder eine bestimmte Zwischenstufe? Wahrscheinlich doch wohl alle zusammen.

Ein richtigeres Beispiel als das vom Verfasser gewählte ist der Zucker. Zucker kann neue Atome aufnehmen, sich spalten etc. etc. und trotzdem bleiben was es ist, nämlich Zucker. — Der Verfasser hat einfach den Irrthum begangen, das Protoplasma etc. für einen chemischen Körper zu halten, während es nur eine Gruppenbezeichnung ist; und damit fällt der Vergleich mit CO und CO_2 sowie das ganze Gebäude seiner Beweisführung in sich zusammen. Für die Zukunft möchte ich aber dem geehrten Herrn Verfasser statt der allerdings sehr interessanten „Modernen Theorien der Chemie" von Lothar Meyer doch lieber den Roscoe oder einen ähnlichen Leitfaden als Lectüre empfehlen. —

„Geradezu widersinnig" nennt der Herr Verfasser meine Anschauung, dass die Chromatinmolekeln erst verschmelzen und nachher sich theilen. Warum denn? Ich hatte ja gesagt, dass unterdessen fortwährend neue Atomgruppen in die Chromatinmolekeln aufgenommen werden. Können wir uns nun nicht vorstellen, dass diese die Verschmelzung vermitteln oder ermöglichen? Haben wir nicht etwas wenigstens entfernt Aehnliches bei der Aetherdarstellung aus Alkohol vermittelst Schwefelsäure? Und kann nicht ebenfalls, wenn eine Chromatinmolekel das Maximum seines Aufbaues erreicht hat (oder läugnet etwa der Herr Verfasser, dass es

für die Zusammensetzung von Atomen zu Molekeln Maxima giebt?), eine neu herangeführte Molekel durch seine Aufnahme einen Zerfall herbeiführen, für welchen Vorgang wir in der sog. Inversion des Zuckers doch ein Analogon besitzen?

Dem Herrn Verfasser meine Ansichten über die Gestalt einfach und complicirt zusammengesetzter Molekeln auseinanderzusetzen würde hier zu viel Raum erfordern; nur über einen Punct möchte ich ihn beruhigen. Wenn ich „ausdrücklich hervorgehoben" habe, dass sie sich direct berühren, so geht aus dem Zusammenhang hervor, dass ich damit nur habe sagen wollen, dass nicht etwa andere Molekeln („Zwischensubstanz") sie trennten, dass ich aber keineswegs der guten Aetherhülle den Platz habe beengen wollen. Die „discontinuirliche Erfüllung des Raums" ist also nicht in Gefahr gewesen, von mir beseitigt zu werden.

Was den übrigen Theil der Kritik anlangt, so lässt sich wenig darüber sagen. Der Verfasser scheint von jeder derartigen Theorie zu verlangen, dass sie den ganzen Vorgang gleich auf eine präcise mathematische Formel zurückführe. Davon ist die meinige noch himmelweit entfernt. Ich habe nur zeigen wollen, wie sich biologische Processe thatsächlich auf rein mechanische Vorgänge zurückführen lassen und dass wir nicht nöthig haben, mystische Kräfte zur Erklärung herbeizuziehen. Ist nur erst der Anfang gemacht, haben wir erst an einigen Orten Gelegenheit gehabt einen rein mechanischen Zusammenhang zu constatiren, so werden wir schon weiter kommen. Und so werden wir nach meiner festen Ueberzeugung auch in der Erkenntniss der Mechanik der Zelltheilung fortschreiten, wenn wir den Kernfaden nicht mehr als ein Ganzes, sondern als ein System von Kugeln auffassen dürfen; sei es nun ganz oder theilweise auf dem von mir eingeschlagenen Wege oder auf einem anderen.

Das Beispiel, das der Herr Verfasser wählt, um zu zeigen, was man von einer Theorie verlangen müsse, ist wieder einmal ein recht unglückliches. Die Undulationstheorie, behauptet er, liess uns unter Annahme eines elastischen Mediums, des Lichtäthers, genau erkennen, welche Vorgänge sich in dem Lichtäther abspielen müssten, damit wir die Empfindung des Lichts hätten. Fehlgeschossen! die Empfindung des Lichts ist damit durchaus noch nicht erklärt. Die Undulationstheorie erklärt nur objective Lichterscheinungen, die subjectiven Lichtempfindungen dagegen sind auch ohne Aetherundulationen hervorzurufen. Wie wir jetzt wissen, ist die Lichtempfindung ein chemischer Vorgang, also eine Bewegung von Massen-

theilchen. Wie die Schwingungen des Aethers in eine Ortsveränderung von Massentheilchen umgesetzt werden, wissen wir nicht, ja, nicht einmal, wo — ich nehme aus gewichtigen Gründen an, dass diese Umsetzung nicht in den Endigungen des Sehnerven, sondern im Pigmentepithel vor sich geht. — Wohl aber wissen wir, dass überhaupt Aetherschwingungen in Massenbewegungen umgesetzt werden können, und damit begnügen wir uns vorläufig für die Erklärung der Mechanik des Sehens. — Ich könnte also dies gegen mich gebrauchte Beispiel viel eher für mich gebrauchtn.

Ich muss noch kurz auf die wenigen Bemerkungen thatsächlicher Natur eingehen, die sich in jener Kritik finden.

Der Verfasser behauptet, die Körnelung sei „nicht gerade unbekannt" gewesen, giebt aber leider wieder keine nähere Daten an. Wenn damit Balbiani und Baranetzky gemeint sind, so habe ich mich im Vorhergehenden schon weitläufig genug darüber ausgesprochen. Dass die von mir so bezeichneten Chromatinkugeln typische Gebilde sind, dürfte jetzt wohl feststehen; und ob „der bei Salamandra sich findende Modus der Kerntheilung wirklich als typisch für alle anderen Formen gelten kann", die Beantwortung dieser Frage kann ich getrost Flemming überlassen.

Dass die achromatischen Fäden inconstant seien, giebt der Verfasser selbst zu. Wollen wir aber aufrecht erhalten, dass die Karyokinese überall ein identischer Process sei, so kann ein inconstanter Bestandtheil dabei unmöglich eine grosse Rolle spielen. Mit demselben Rechte hätte der Verfasser dem Polkörperchen eine grosse Wichtigkeit für die Karyokinese zuschreiben können, etwa in der Weise, dass es die Aufgabe erhielte, den Kern zu theilen und die Theilungsproducte vermittelst der achromatischen Fäden an sich heranzuziehen.

Wenn übrigens der Verfasser angiebt, dass die Achromatinfigur speciell bei Salamandra inconstant sei, so räumt er mir damit mehr ein, als ich verlangen konnte; denn dass sie gerade dort vorkommt, davon hatte ich mich bereits damals an Flemming'schen Präparaten überzeugen können. Die „Inconstanz" sollte sich dort nur auf die Quantität und nicht auf das Vorkommen überhaupt beziehen; der Ausdruck war, wie ich zugeben muss, recht unglücklich gewählt, wie er denn auch Flemming (11, 122) veranlasst hat anzunehmen, ich bestritte ausdrücklich das allgemeine Vorkommen der achromatischen Figur. „Unscheinbarkeit und Inconstanz", wie es an der betreffenden Stelle heisst, sollte sagen: mehr oder weniger unscheinbar bis zur völligen Unsichtbarkeit.

Die im Schlusspassus jenes Aufsatzes enthaltene Mahnung zur Vorsicht kann ich dem Herrn Verfasser nur doppelt zurückgeben, sowohl in Bezug auf seine eigenen Untersuchungen als speciell in Bezug auf das Kritisiren fremder Arbeiten.

Nun aber zum Schluss noch eine ganz bescheidene Anfrage meinerseits: was konnte denn eigentlich den geehrten Herrn Verfasser veranlassen, überhaupt eine solche Kritik zu schreiben?

Meine Arbeit erschien in einem Fachblatt für Anatomen und war speciell an die Adresse der Histologen gerichtet; ausserdem stand mir, als homo novus in der Literatur, nicht die geringste Autorität zur Seite, die irgend jemanden hätte verleiten können, meine Ansichten ungeprüft anzunehmen. Wie der Herr Verfasser sonnenklar beweist, kann meine Hypothese „nur eine ephemere Bedeutung beanspruchen", sind meine Speculationen „unvereinbar mit den Anschauungen der modernen Chemie und Physik", „klingen geradezu widersinnig", meine Theorie „ist überhaupt gar keine Theorie" u. s. w. Wozu der Lärm? was steht dem Herrn zu Diensten? möchte ich mit Mephisto fragen. Dass der Herr Verfasser meine wissenschaftliche Bedeutung so sehr überschätzte, kann ich doch unmöglich annehmen, obgleich mich die beständige Zusammenstellung mit Häckel beinahe hätte eitel machen können. Und war es nicht geradezu etwas unhöflich, von den speciellen Lesern jener Zeitschrift, von denen doch so manche älter und erfahrener waren als der Herr Verfasser, anzunehmen, sie würden nicht ebensogut den gänzlichen Unwerth jener Arbeit auf den ersten Blick erkennen können und müssten erst besonders darauf aufmerksam gemacht werden, hiess das nicht geradezu, das richtige Urtheil derselben in Zweifel zu ziehen? Oder — oder — kaum wage ich es auszusprechen — hatte der Herr Verfasser vielleicht das unbestimmte Gefühl, dass in der Arbeit mehr stecke, als er zuzugeben geneigt war? . . . .

Während diese Arbeit sich ausschliesslich mit dem theoretischen Theile meines Aufsatzes beschäftigt und die thatsächlichen Befunde unberücksichtigt lässt, sind letztere noch in zwei anderen Arbeiten näher erörtert, deren Resultat bei den betreffenden Abschnitten des vorliegenden Aufsatzes ich unterlassen habe anzuführen, da ich es aus praktischen Gründen vorziehen muss, sie hier an gesondertem Orte im Zusammenhange zu besprechen".

Balbiani (2), der Entdecker der Körnelung, hat den Gegenstand weiter verfolgt und constatirt, dass diese Structur eine allgemeine Verbreitung hat. Ausserdem hat er in gewissen Kernen sehr interessante Structuren aufgefunden, die er als identisch mit ihr ansieht. Ich muss indessen gestehen, dass ich vorläufig noch nicht sicher bin, ob wir in den Kernen der Speichelzellen der

Chironomuslarve nicht etwas Verschiedenes, Bildungen specifischer Art, vor uns haben. Ich habe leider noch keine Gelegenheit gefunden, Larven von Chironomus zu untersuchen, darf mir also umsoweniger erlauben, die thatsächlichen Befunde Balbiani's in Zweifel zu ziehen; ich hege nur noch Bedenken, ob man die dort vorkommenden Structuren ohne Weiteres den anderswo beobachteten gleich setzen darf, da die Unterschiede doch gar zu bedeutend sind. Der einfachste Weg diese Frage zu entscheiden, wäre der, das Verhalten dieser Gebilde bei der Kerntheilung zu beobachten. Bei den ausgebildetsten Formen der Speichelzellen dürfte dies möglicherweise nicht angängig sein, da ich nach Analogien vermuthen muss, dass es bei ihnen überhaupt nicht mehr zu einer Karyokinese kommt; wohl aber bei den anderen, bei denen ja, wie Balbiani angiebt, dieselben Structuren vorkommen. — Dass überhaupt im Kerne gelegentlich ausser den allgemeinen noch specielle Differencirungsvorgänge stattfinden können, allerdings seltener und weniger intensiv als im Zellleib, beweisen z. B. die von Strasburger (20, 4, citirt nach Flemming 7, 197, da mir das Original nicht zugänglich war) in Tradescantiakernen aufgefundenen Stärkekörner, sowie das neuerdings von demselben Autor (21, 482) ausführlicher behandelte Secretkörperchen.

Die zweite hier zu besprechende Arbeit ist die jüngste Publication Strasburgers (21). Ehe ich jedoch auf die einzelnen Puncte dieser Arbeit eingehe, muss es mir vergönnt sein, meinen principiellen Standpunct zu den Untersuchungen über die Zelltheilungserscheinungen darzulegen.[1])

---

1) Bei dieser Gelegenheit muss ich einen Punct berühren, der zu Missverständnissen geführt hat, wie u. a. auch aus der vorliegenden Arbeit Strassburgers ersehe.

Mein Aufsatz über die Körnelung der Chromatinfäden ist ausdrücklich vom 31. Dec. 1880 datirt. Bereits im Februar 1881 erhielt ich die Correcturbogen, während die Ausgabe des betr. Heftes des morphologischen Jahrbuchs sich infolge der schweren Erkrankung des Herausgebers bis in den November hinein verzögerte. Dieser, meistens unbeachtet gebliebene, Umstand hat manche Missstände zur Folge gehabt. So polemisire ich in jener Arbeit gegen die Flemming'sche Ansicht, dass im Ruhestadium des Kerns das Chromatin durch den ganzen Kern vertheilt sei, während Flemming in einer inzwischen erschienenen Arbeit diese Ansicht bereits aufgegeben und ausdrücklich ausgesprochen hatte, dass das Chromatin auch dort nur im Faden-

Ich habe es in einer früheren Arbeit (17, 133) ausdrücklich und absichtlich betont, dass ich mich nie speciell mit der Erforschung der bei der Zelltheilung auftretenden Einzelerscheinungen beschäftigt habe. Mein Thema war und ist, die mechanischen Beziehungen im Zellleben aufzusuchen, und dafür liefert der Zellleib weit bessere Anhaltspuncte als der Kern. Die Beobachtungen über Karyokinese habe ich hauptsächlich nur insoweit verfolgt, als sie ebenfalls derartige allgemeinen Beziehungen erkennen liessen. Wenn ich hin und wieder Beobachtungen über Karyokinese veröffentlichte, so waren dies Gelegenheitsfunde, die ich den Specialforschern zur Benutzung überlassen wollte, wie ich l. c. ausdrücklich angegeben habe; gerade wie ich andrerseits ihre Angaben wieder als Grundlage für meine Untersuchungen über die Mechanik der Zelle benutzt habe. Auch die hier mitgetheilten Beobachtungen über Karyokinese bei Hydra sind solche, die ich gelegentlich anderer Untersuchungen gemacht. Wenn ich somit in der Kerntheilungslehre gelegentlich mitzureden wage, so geschieht es, weil ich diesen Vorgang genau genug studirt habe, um für die Zuverlässigkeit meiner Angaben einstehen zu können; die speciellen Angaben anderer Forscher jedesmal im Einzelnen genauer nachzuprüfen fühle ich mich dagegen weder berechtigt noch verpflichtet.

Demgemäss kann ich auf die ebenso interessante wie ausführliche Arbeit Strassburger's nur in sehr beschränktem Maasse eingehen. Ich habe bisher leider nur thierische Objecte untersucht, während Strassburger seinen Untersuchungen hauptsächlich pflanzliche Objecte zu Grunde gelegt hat. Nun sehe ich zwar zu meiner Freude, dass die Differenzen in den Angaben sich im Vergleich zur dritten Auflage von Strassburger's „Zellbildung und Zelltheilung“ bereits ganz bedeutend vermindert haben; immerhin bleiben aber noch genug principielle Unterschiede bestehen, deren Beseitigung ich den speciellen „Karyokinetikern“ überlassen muss. Soweit wir uns aber auf gleichem Boden befinden, will ich versuchen, die Resultate Strassburgers mit den meinigen zu vergleichen.

---

werk enthalten sei. Meistens wird es nun so dargestellt, als sei ich Flemming in dieser Ansicht gefolgt, während Flemming selbst (11, 130) meine Angabe nicht nur als selbstständig, sondern auch als der Zeit nach die frühere anerkennt.



Was erstens die Benennung der Kernbestandtheile anlangt, so habe ich, weil es mir am nächsten lag (cf. 15, 311), s. Z. die Bezeichnungen Chromatin und Achromatin angenommen und auch jetzt noch, unter Hinzufügung von Prochromatin und Parachromatin, beibehalten, hauptsächlich weil sie so einfach sind und so wenig sagen, gewissermaassen zu nichts verpflichten. Ich betrachte diese Benennung nur als provisorische, glaube aber, dass wir mit der definitiven besser warten, bis wir die Natur der einzelnen Bestandtheile genau kennen. Die Strassburger'sche Nomenclatur konnte ich noch nicht annehmen, da die einzelnen Begriffe sich noch nicht völlig decken; auch scheint sie mir sowohl etwas reichlich schematisirt, als auch, obgleich recht wohlklingend, ein wenig schwerfällig — man sieht ihr eben die botanische Abstammung an.

Das Chromatingerüst des ruhenden Kerns ist bei Salamandra ein wirkliches Netz- oder Maschenwerk, das scheint mir über jeden Zweifel erhaben. Weniger deutlich bei einfachen Safranin- und Hämatoxylinfärbungen, ganz tadellos aber bei solchen Präparaten, die nach meiner Chromsäure-Goldchlorid-Safraninmethode behandelt sind (15, 293; Methode 2^b), zeigt es sich, dass es sich keineswegs um einen einheitlichen fortlaufenden Faden handelt. Man muss dabei auf solche Kerne achten, die durch das Messer verletzt sind. Zur richtigen Beurtheilung des Fadenverlaufs trägt hauptsächlich eine ausgiebige Ausnutzung des Abbe'schen Beleuchtungsapparates bei; mit demselben leisten Wasserlinsen in dieser Beziehung ebensoviel als Oellinsen ohne denselben[1]).

Strassburger's Angaben über eine wirkliche Membran als äussere Begrenzung habe ich an geeigneten Objecten in jeder Beziehung bestätigt gefunden, nur möchte ich das, was Strassburger „Kernmembran" nennt, lieber als „innere Zellmembran" bezeichnen.

Als günstigstes Object zur Untersuchung dieser Verhältnisse erwiesen sich die bereits mehrfach erwähnten rothen Blutzellen der Amphibien. Bei ihnen[2])

---

1) Zu einem ähnlichen Urtheil ist auch Flemming (11, 8) gekommen.

2) Zur grösseren Sicherheit und durch üble Erfahrungen gewitzigt will ich mich hier gegen jede unberechtigte Verallgemeinerung der folgenden Angaben ausdrücklich verwahrt haben. Was ich im Folgenden über Protoplasmastructuren etc. angebe, bezieht sich lediglich auf die namentlich ange-

findet sich, wie bereits erwähnt, eine wirkliche (äussere) Zellmembran. Der Inhalt des Zellleibes besteht aus einem Fadenwerk von gleichmässiger Dicke und einer anscheinend flüssigen Zwischensubstanz. Die Dicke des Fadens ist bei verschiedenen Zellen verschieden, es kommen Zellen vor, bei denen der Faden so dick ist wie bei den dickstrahligsten Kernfiguren und solche, wo der Faden unmessbar fein ist, sowie alle Zwischenstufen. Die Dicke der Zellmembran entspricht jedesmal genau der Fadendicke und ist zwischen der Substanz der Zellmembran und der des Fadens optisch nicht der geringste Unterschied wahrnehmbar. Zellbruchstücke zeigen, dass der Faden nicht einheitlich ist, sondern ein Netzwerk mit relativ grossen regelmässigen Maschen bildet, und dass der Faden ohne Unterbrechung in die Membran übergeht. Der Faden zeigt ebensowenig an den Maschenecken Verdickungen wie an den Enden, die in die Membran übergehen; die Zellmembran zeigt also auch keine besonderen Verdickungen als Ansatzstellen der Zellfäden. Gut isolirt erscheint sie von der Fläche gesehen als homogene gleichmässige Membran, von der an der Innenseite in regelmässigen Abständen Fäden entspringen.

Die innere Zellmembran scheint sich vollständig ebenso zu verhalten, doch gelang es mir nicht, sie so gut zu isoliren, dass ich sie an demselben Stück sowohl von der Fläche wie von der Kante betrachten konnte. Soweit es gelang sie von der Fläche zu betrachten, erscheint sie homogen und ununterbrochen. Im optischen Durchschnitt erscheint sie homogen, gleichmässig dick, und zwar von gleicher Dicke wie das Fadenwerk des Zellleibs, nach innen scharf abgesetzt, während nach aussen die Zellfäden von ihr ausgehen.

Sehr instructiv waren Tinctionsbilder, die ich mittelst einer besonders hergestellten Hämatoxylinlösung (Anfertigung und Anwendung der Lösung anzugeben, würde hier zu weit führen) bekam: Aeussere und innere Zellmembran sowie das Fadenwerk des Zellleibs waren bräunlich gelb gefärbt und glänzten lebhaft, während die Zwischensubstanz matt erschien und einen leichten, aber deutlichen blauen Farbeton zeigte. Der Kern war so dunkel gefärbt, dass man nicht unterscheiden konnte, ob das Achromatin farblos geblieben war; bei kürzerer Einwirkung der Lösung war nur das Chromatin-

---

gebenen Objecte. Ich führe letztere nur als günstige Objecte an; dafür, dass sie in jeder Beziehung typische seien, übernehme ich keinerlei Verantwortung.

Ich benutze diese Gelegenheit, um gegen verschiedene Verallgemeinerungen früher von mir mitgetheilter Beobachtungen, die sich in Wiedersheim's „Lehrbuch der vergleichenden Anatomie“ und in der dritten Abtheilung der „Anatomie des Frosches“ finden, energisch zu protestiren. Mir sind dort auf diese Weise Behauptungen zugeschrieben, die ich zum Theil als unbegründet, zum Theil als falsch erklären muss. Ich muss die Leser der beiden Werke darauf aufmerksam machen, dass ich für die darin mir zugeschriebenen Beobachtungen und Ansichten nur so weit eine Verantwortung übernehmen kann, wie sie sich in meinen Originalarbeiten finden.

gerüst gefärbt und das Achromatin vollständig farblos geblieben. Dagegen war auch bei den tiefgefärbten Präparaten zwischen der inneren Zellmembran (Strassburger'sche Kernmembran) und der äussersten Schicht des Chromatingerüstes (chromatische Kernmembran) eine deutliche, gleichmässig breite, vollständig ungefärbt gebliebene Zone vorhanden, die bei centralster Beleuchtung den Eindruck ungemein feiner Granulirtheit machte. Ich muss diese Zone als eigentliches Achromatin (sog. achromatische Kernmembran; cf. Abschnitt I) ansprechen. Dass sie eine besondere Modification des Achromatins darstelle, dass also entweder die ganze Zone oder vielleicht nur die äussere Peripherie von „Parachromatin" bestand, ist mir unwahrscheinlich; nach meinen Erfahrungen hätte sich bei der angewandten Methode das Parachromatin ziemlich stark blau färben müssen, wovon hier nichts wahrzunehmen war.

Wir haben also als „Kernmembranen" Gebilde verschiedener Bedeutung von einander zu unterscheiden, nämlich folgende:

1. Chromatische Kernmembran; in Abschnitt I ausführlich besprochen.

2. Achromatische Kernmembran; s. ebendaselbst.

Falls, was ich aus verschiedenen Gründen annehmen muss, die äusserste Schicht von Nro. 2, in einigen Fällen wenigstens, aus einer Modification von Achromatin besteht, kommt noch hinzu

3. Parachromatische Kernmembran; und schliesslich

4. Strassburger'sche Kernmembran.

Die als 1 u. 4 angeführten sind wohl als unbestreitbar anzusehen; man kann sie an fast allen Präparaten auffinden. Doch gehört Nro. 1 wohl dem Kern an, ist aber keine Membran (cf. Abschnitt I) und Nro. 4 ist wohl eine Membran, gehört aber nicht zum Kern, sondern zum Zellleib.

Nro. 2 vermochte ich als besondere Schicht zwischen 1 und 4 nicht nur bei Hydra (s. Abschnitt I), sondern bisweilen auch an ruhenden Kernen von Salamandra und besonders an dem oben erwähnten Object deutlich zu unterscheiden.

Nro. 3 wäre die einzige Kernmembran, die ihren Namen verdiente; sie ist aber zugleich die, deren Existenz noch am zweifelhaftesten ist. Nach den Tinctionsergebnissen könnte eine solche möglicherweise in den als Fig. 11. 25. 32 abgebildeten Fällen vorgelegen haben.

Die ganze Frage scheint mir einer erneuerten und sorgfältigen Prüfung und Bearbeitung zu bedürfen. Besonders die interessante Beobachtung, die ich in Fig. 33 abgebildet habe, scheint mir die Frage anzuregen, ob auch vielleicht besondere Bezie-

hungen zwischen Kernmembran und Spindelfigur bestehen? Es fand sich dort eine sehr deutliche, relativ dicke Kernmembran, die ich nach der Tinction als parachromatische ansprechen möchte, an den Polseiten der beiden Kernfiguren, fehlte aber an der entgegengesetzten Seite, soweit sich die Spindelfasern ansetzten (s. oben; in der Zeichnung schlecht wiedergegeben).

Dass die Verdickung des Chromatinfadens durch ein drahtfederartiges Zusammenziehen zu Stande komme, muss ich für alle bisher von mir untersuchten Objecte entschieden in Abrede stellen. An den vielen Tausenden von Präparaten, die ich untersucht, habe ich nie dementsprechendes wahrgenommen. Je besser das Präparat in all seinen Theilen conservirt ist, desto regelmässiger sind auch die Faden der karyokinetischen Figur; die Unregelmässigkeiten erwiesen sich bei Controllversuchen in den meisten Fällen als Kunstproduct.

Was den wahren Sachverhalt anlangt, dass ich „glaubte überhaupt der Entdecker solcher Structurverhältnisse (Körnelung) zu sein“ (S. 537), so habe ich mich oben weitläufig genug darüber ausgesprochen. Unbegreiflich ist mir nur, dass Strassburger Baranetzky als Entdecker feiert, um so mehr, als er selbst (S. 483) angiebt, dass Balbiani diese Structuren schon 1876 beschrieben habe.

Was Baranetzky eigentlich gesehen hat, ist mir heute noch ebenso unklar wie damals, als der betreffende Aufsatz erschien. Ich vermuthe noch eher, dass es die Drahtfederzieherei ist, die ja wohl für die pflanzliche Karyokinese typisch ist. Der Aufsatz Baranetzky's erschien gerade, als ich mit jenen Untersuchungen beschäftigt war; mir ist aber keinen Augenblick der Gedanke gekommen, dass seine Befunde in irgendwelchen Beziehungen stehen könnten zu jenen Beobachtungen, die damals mein ganzes Denken beherrschten.

Eher als Baranetzky möchte ich wirklich, wennn wir so weit gehen wollen, Schleiden, der ja auch Botaniker ist, als Entdecker der in Rede stehenden Structuren anerkennen; seine Angaben (Beiträge zur Phytogenesis; Müller's Archiv 1838, S. 141; citirt nach Flemming 11, 179) stimmen weit eher mit dem thatsächlichen Befunde überein, als die Baranetzky's.

Ueberhaupt ist es etwas viel verlangt, sollte ein Forscher jedesmal alle Publicationen berücksichtigen, aus denen hervorgeht, dass deren Autoren möglicherweise dasselbe oder etwas Aehnliches gesehen und es nur falsch gedeutet hätten; es würde sich dadurch in jeder Arbeit ein entsetzlicher Ballast von Literaturangaben und Controversen anhäufen. Mit derselben Nothwendigkeit wie hier die Angaben von Baranetzky hätte ich z. B. bei der Veröffentlichung meiner Entdeckung der intracellularen Nervenendigungen

im Epithel eine solche Fülle von Beobachtungen und Angaben berücksichtigen, umdeuten und erklären müssen, dass mein Aufsatz statt 20 Octavseiten einen starken Folianten ausgefüllt hätte, ohne dabei das Geringste an innerem Werthe zu gewinnen.

Weshalb hat sich denn Baranetzky nicht auf die Befunde Balbiani's bezogen; wenn es sich wirklich um dieselben Structuren handelte, so trifft ihn derselbe Vorwurf wie mich.

Wenn in den oben angeführten Worten Strassburger's ein Vorwurf enthalten sein soll, so erlaube ich mir die Frage einzuwenden: wesshalb hat denn niemand von denen, die nachher sofort die Structuren bestätigen konnten, in den fünf Jahren, die zwischen dem Erscheinen der Balbiani'schen Publication und der meinigen verflossen, etwas von ihnen gesehen — auch Strassburger nicht? Denn Flemming (11, 238) sagt wörtlich: „Von den Differencirungen der Fäden . . . . . . hat weder Strassburger noch ich bis zum Jahre 1881 etwas gesehen, bis Pfitzner sie nach „Einführung der Oelimmersion wiederentdeckte, worauf wir sie dann beide, unabhängig von einander, mit den gleichen Mitteln leicht bestätigt haben." Wenn es sich bei meiner damaligen Mittheilung — ich muss Strassburger so verstehen — nur um eine Aufwärmung längst bekannter Thatsachen handelte, wie kommt es denn, dass erst nach dem Erscheinen jenes Aufsatzes sich die Aufmerksamkeit der Histologen auf diesen Punct richtete? Dieser Umstand dürfte denn doch wohl genügend beweisen, dass es sich bei meiner damaligen Arbeit um mehr als um ein blosses Plagiat handelte.

Auf meine Ansichten über die Herkunft und Bedeutung der Spindelfasern brauche ich hier wohl nicht noch einmal einzugehen.

Was die Längsspaltung der Kernfäden anlangt, so halte ich dieselbe für meine Objecte absolut aufrecht. Strassburger giebt selbst an (S. 532), dass er nur „einige" Salamandrapräparate zur Verfügung gehabt hat. Hätte er statt dessen einige Hunderte guter, theilungsreicher gehabt, so würde er wohl nicht länger zweifeln, dass bei Salamandra wenigstens die Längsspaltung eine typische Entwicklungsstufe darstellt, die nie überschlagenwird. Die glänzende Bestätigung der Längsspaltung durch die Arbeiten von Retzius (18) hat Strassburger ganz unberücksichtigt gelassen. — Dass die Längsspaltung auch nicht etwa nur vorübergehend ist, lässt sich leicht constatiren, wenn man über genügendes Material verfügt; man findet dann eine Unmasse von Uebergängen im allmählichen Auseinanderweichen der Spaltungsproducte bis zur Ausbildung eines regelmässigen feinstrahligen Sterns.

Auf die sonstigen Puncte, in denen ich absolut nicht mit Strassburger übereinstimme, kann ich hier nicht näher eingehen,

ohne die Geduld des Lesers übermässig in Anspruch nehmen zu müssen. Da meine Befunde mit denen Flemming's übereinstimmen, so kann ich mich einfach darauf beschränken, auf die jüngste Publication desselben zu verweisen. Nur soweit ich durch Strassburger namentlich in die Discussion hineingezogen war, durfte ich ohne Eingriffe in Flemming's Rechte meine Angaben auf Grund eigener Beobachtungen vertheidigen.

Hoffentlich wird es nicht mehr lange dauern, bis auch die letzten Differenzen aus den Angaben über die Zelltheilungserscheinungen verschwunden sind, nachdem die Arbeiten der letzten Jahre in dieser Beziehung schon so Erfreuliches geleistet haben. Vervollkommnung der Methoden und Ausdehnung der Untersuchungen auf immer weitere Objecte sind das einzige Mittel, um sowohl die gröberen Formveränderungen der einzelnen Bestandtheile, als auch die feinsten Structurverhältnisse von Zelle und Kern in übersichtlicher Zusammenstellung klarzulegen. Die Differenzen in den Angaben über den feineren Bau der einzelnen Bestandtheile werden sich ebenso wie die über die Formveränderungen, soweit sie nicht durch fehlerhafte Untersuchungsmethoden bedingt sind, durch das Auffinden weiterer Zwischenformen auflösen lassen.

Heidelberg, im Februar 1883.

Verzeichniss der citirten Literatur.

1) Balbiani, Sur les phénomènes de la division du noyan cellulaire. Compt rend. 30. Oct. 1876.

2) Id., Sur la structure du noyan des cellules salivaires chez les larves de Chironomus. Zool. Anz. 1881. Nr. 99, 100.

3) Baranetzky, Die Kerntheilung in den Pollenmutterzellen einiger Tradescantien. Bot. Zeit. 1880.

4) Blochmann, Ueber die Entwicklung von Neritina fluviatilis. Müll. Zeitschr. f. wiss. Zool. XXXVI. 1881.

5) Id., Bemerkungen zu einem neuen Erklärungsversuche der Karyokinese. Zool. Anz. 1881. Nr. 100.

6) Flemming, Beiträge zur Kenntniss der Zelle und ihrer Lebenserscheinungen. Theil I. Arch. f. mikr. Anat. XVI.

7) Flemming, Beiträge zur Kenntniss der Zelle und ihrer Lebenserscheinungen. Theil II. Arch. f. mikr. Anat. XVIII.
8) Id., „ III. „ „ „ „ XX.
9) Id., Ueber das Verhalten des Kerns bei der Theilung und über die Bedeutung mehrkerniger Zellen. Virchow's Arch. LXXVII.
10) Id., Vom Bau der Spinalganglienzellen. Festgabe für Henle etc. Bonn 1882.
11) Id., Zellsubstanz, Kern und Zelltheilung. Leipzig, Vogel, 1882.
12) Martin, Zur Kenntniss d. indirecten Kerntheilung. Virchow's Arch. LXXXVI.
13) Pfitzner, Die Leydig'schen Schleimzellen in der Epidermis der Larve von Salamandra maculata. Dissert. Kiel 1879.
14) Id., Die Epidermis der Amphibien. I. Morph. Jahrb. VI.
15) Id., Ueber den feineren Bau der bei der Zelltheilung auftretenden fadenförmigen Differencirungen des Zellkerns. Ibid. VII.
16) Id., Nervenendigungen im Epithel. Ibid. VII.
17) Id., Beobachtungen über weiteres Vorkommen der Karyokinese. Arch. f. mikr. Anat. XX.
18) Retzius, Studien über die Zellentheilung. Biologische Untersuchungen. Jahrg. 1881.
19) Id., Zur Kenntniss vom Bau des Zellkerns. Ibid.
20) Strassburger, Ueber ein zur Demonstration geeignetes Zelltheilungsobject. Sitz.-Ber. d. Jen. Ges. f. Med. u. Naturk. 18. Juli 1879.
21) Id., Ueber den Theilungsvorgang der Zellkerne und das Verhältniss der Kerntheilung zur Zelltheilung. Arch. f. mikr. Anat. XXI.
22) Zacharias, Ueber die Spermatozoiden. Bot. Zeit. 1881. Nr. 50 u. 51.
23) Id., Ueber den Zellkern. Bot. Zeit. 1882. Nr. 37—39 (nach dem Sep. Abdr. citirt).

Erklärung der Abbildungen auf Tafel XXV.

Fig. 1—7 ruhende Kerne. Verschiedene Formen der Nucleolen.
Fig. 1. Ausgeprägtes Ruhestadium (Theilungsreife).
Fig. 2. Excentrisch gelagerter Nucleolus.
Fig. 3. Ovaler Nucleolus.
Fig. 4—6. Bisquitförmiger Nucleolus.
Fig. 7. Doppelter Nucleolus — Fig. 7^a und 7^b ungleiche Grösse der beiden Nucleolen.
Fig. 8—10. Beginn der Karyokinese.
Fig. 8. Auftreten dicker Fadenstücke. Volumverminderung des Nucleolus.
Fig. 9. Dasselbe; zwei Nucleolen vorhanden.
Fig. 10. Späteres Stadium, Nucleolus noch erkennbar.
Fig. 11—15. Knäulform.

Fig. 11. Nucleolus und chromatische Kernmembran verschwunden, achromatische Kernmembran sichtbar.
Fig. 12 u. 13. Knäul mit beginnender Segmentation (?).
Fig. 14 u. 15. Kranzform. Monocentrische achromatische Fadenfigur.
Fig. 16—22. Sternform (16—19 Polansicht, 20—22 Seitenansicht).
Fig. 16. Stern.
Fig. 17. Dickstrahliger Stern.
Fig. 18. Längsspaltung.
Fig. 19. Medusenform. Monocentrische Achromatinfigur.
Fig. 20. Seitenansicht, schräge. Dicentrische Achromatinfigur.
Fig. 21. Achromatinfigur nicht sichtbar.
Fig. 22. Systolischer Stern.
Fig. 23—26. Aequatorialplatte, Seitenansicht.
Fig. 23. Unsichere Form.
Fig. 24. Schräge Ansicht.
Fig. 25. Achromatische Kernmembran sichtbar.
Fig. 26. Zwei nebeneinanderliegende Zellen, die dieselbe Kernfigur zeigen.
Fig. 27—30. Tochterstern.
Fig. 27. Achromatische Figur nicht sichtbar.
Fig. 28. Intermediäre Partie der Achromatinfigur.
Fig. 29. Sich kreuzende achromatische Fäden.
Fig. 30. Theilweise Polansicht.
Fig. 31—34. Tochterknäul.
Fig. 31. Beginnende Abschnürung des Zellleibes.
Fig. 32. Achromatische Kernmembran sichtbar.
Fig. 33. Einschnürung des Zellleibes und der achromatischen Figur.
Fig. 34. Vollständige Trennung der Zelle.
Fig. 35—38. Uebergang ins Ruhestadium.
Fig. 35. Auftreten der chromatischen Kernmembran. Ausbildung eines feinfädigen Gerüstes.
Fig. 36. Späteres Stadium.
Fig. 37. Auftreten von Nucleolen. Achromatische Grenzzone.
Fig. 38. Vergrösserung und Zahlverminderung der Nucleolen (hieran würden sich Fig. 1—7 in umgekehrter Reihenfolge anschliessen).

Die Figuren 11, 17, 18, 19, 21, 32, 36—38 sind dem Entoderm, die übrigen dem Ektoderm entnommen. Benutzt wurde Seibert hom. Imm. $^1/_{12}$" mit perisk. Ocular II, die Zeichnungen sind jedoch der Deutlichkeit halber noch mehr oder weniger vergrössert.

An der Mangelhaftigkeit der Abbildungen ist nicht etwa eine ungeschickte Lithographenhand, sondern das mangelhafte Zeichnentalent des Verfassers schuld. Man möge deshalb nicht allzuviel Gewicht auf die Abbildungen selbst legen; in specie gilt, wo Abbildungen und Text sich nicht decken, stets der letztere. Am liebsten hätte Verf. die Abbildungen ganz fortgelassen, glaubte aber sie nicht entbehren zu können.

(Aus dem anatomischen Institute zu Strassburg, Els.).

Ueber ein Verfahren mikroskopische Schnitte auf dem Objectträger zu fixiren und daselbst zu färben.

Von

H. Schällibaum, cand. med.

Da die Giesbrecht'sche Methode, deren ich mich früher bediente, eine Färbung der Schnitte auf dem Objectträger, wenigstens soweit man sie nachher in Harze einschliessen will, nicht erlaubt, so suchte ich nach einem Verfahren, welches dies gestattet und fand in einer Lösung von Nitrocellulose in Nelkenöl ein Mittel, das leicht herzustellen ist und gute Resultate liefert.

Die Lösung wird folgendermassen bereitet:

Ein Theil Collodium wird, je nach seiner Consistenz, mit 3—4 Raumtheilen Nelkenöl versetzt und durchgeschüttelt. Es entsteht eine klare Lösung, die beim Gebrauche mit einem Pinsel in dünner Schicht auf den Objectträger aufgestrichen wird. Auf diese Schicht, die bei gewöhnlicher Temperatur lange flüssig bleibt und gut klebt, werden nun die Schnitte gebracht und möglichst gut ausgebreitet (dies ist hauptsächlich bei Schnitten, die in Seife oder in Gummi eingebettet waren, nothwendig). Wenn die Schnitte sehr gross sind, kann man dieselben mit einem dünnen, flachen Spatel etwas andrücken. Nun wird der Objectträger auf ein Wasserbad gebracht und das Nelkenöl bei gelinder Wärme abgedunstet. Nachdem dies geschehen (5—10 Minuten genügen meist) sind die Schnitte derart fixirt, dass man tagelang mit Terpentinöl, Chloroform, Alkohol und Wasser behandeln kann, ohne dass sie sich loslösen.

Das ganze Verfahren, das man nun anzuwenden hat, um die Schnitte zu färben, ergibt sich von selbst und ich will hier nur noch einige allgemeine Bemerkungen beifügen.

Man kann Schnitte aus allen mir bekannten Einbettungsmassen auf diese Weise fixiren und nachher beliebig in Harze

oder auch in Glycerin einschliessen. Es ist gut die Färbemittel möglichst verdünnt und nicht zu lange einwirken zu lassen.

Um die starke Diffusion beim Uebertragen von Alkohol in Wasser zu mildern bediene ich mich der feuchten Kammer.

Sollten sich nach dem Färben zwischen den Schnitten Trübungen zeigen, so führe man, um dieselben zu beseitigen, nachdem entwässert worden ist, einen mit Nelkenöl befeuchteten Pinsel mehrmals zwischen den Schnitten durch; auch ein mehrmaliges abwechselndes Uebergiessen von absolutem Alkohol und Terpentinöl bei schwacher Erwärmung führt zum Ziel. Im übrigen schaden diese Trübungen der Güte des Präparates nicht, auch treten sie nur ein, wenn man das Nelkenölcollodium zu concentrirt angewendet und zu dick aufgetragen hat.

An Stelle des Nelkenöls kann man das Collodium auch in Lavendelöl lösen.

Die Methode eignet sich natürlich auch zur Fixirung von Schnitten, die vor der Einbettung in toto gefärbt waren.

(Aus dem anatomischen Institute zu Strassburg, Els.)

Beiträge zur Anatomie des Kehlkopfs.

Von

Dr. **N. Simanowsky** aus Petersburg.

Hierzu Tafel XXVI.

I. Der Taschenbandmuskel.

Im Jahre 1876 veröffentlichte Rüdinger in der Monatsschrift für Ohrenheilkunde Nro. 9 eine Arbeit, in welcher er einen Muskel beschreibt, der in den falschen Stimmbändern des Menschen längs der medialen Wand des sinus Morgagni gelegen ist und den er den Taschenbandmuskel nennt. Er spricht sich darüber folgendermaassen aus:

„Der von mir an Frontalschnitten beobachtete Muskel des falschen Stimmbandes hat eine etwas plattgedrückte Form, einen Dicken-Durchmesser von 1—2 mm. und liegt unmittelbar unter

der Schleimhaut der lateralen Fläche des Taschenbandes, resp. an der medialen Wand der Morgagni'schen Tasche. Seinen Ursprung nimmt derselbe von der lateralen vorderen Kante des Giessbeckenknorpels, hier angrenzend an die oberen Partien des musc. thyreo-arytaenoideus inferior. An der lateralen Fläche des falschen Stimmbandes nach oben und vorn verlaufend, erreicht er schliesslich, nachdem er sich in viele Muskelbündel gespalten hat, den seitlichen Rand des Kehldeckels, um in dessen unterer Hälfte gegen die obere Fläche hin Anheftung zu finden."

Nach Rüdingers Beschreibung beschränkt sich also der Taschenbandmuskel auf die laterale Fläche des falschen Stimmbandes und hilft demnach die Innenwand des Morgagnischen Ventrikels bilden. Aus der die Musculatur des Taschenbandes behandelnden Literatur, hinsichtlich deren ich auf den eben erwähnten Artikel verweise, in dem sie ausführlich behandelt worden ist, ersieht man, dass ein Theil der Anatomen diesen Muskel für inconstant hält, die Anderen seiner gar nicht Erwähnung thuen, die Dritten ihn für Bündel erklären, welche sich von anderen in der Nähe gelegenen Muskeln (m. thyreo-arytaenoidens extern.) abspalten sollen [1]). — Rüdinger behauptet, dass dieser Muskel bei Männern äusserst selten fehle, bei Frauen dagegen in der Regel weniger stark entwickelt sei.

Die Gegenwart eines solchen Muskels in einem Gebilde, wie es die falschen Stimmbänder sind, muss in der gegenwärtigen Auffassung, welche man von der Function derselben hat, eine gewisse Aenderung hervorbringen und es erscheint wahrscheinlich, dass das Gebiet ihrer functionellen Thätigkeit ein grösseres sei, als man bisher annahm. So kann dieser Muskel, wie Rüdinger sehr richtig bemerkt, einen gewissen Einfluss auf die Resonanzräume und die Stellung der falschen Stimmbänder bei der Phonation haben.

Indem ich eine allerdings relativ nur geringe Anzahl menschlicher Kehlköpfe, von 15monatlichen Kindern bis zu 70jährigen Erwachsenen, untersuchte, bin ich, was das Vorkommen des Taschenbandmuskels betrifft, ziemlich zu denselben Resultaten, wie Rüdinger, gelangt. Ich finde gleichfalls, dass dieser Muskel nur

1) Disse, s. d. Archiv, XI. 1875, bildet in 2 von Rüdinger, wie es scheint, übersehenen Figuren den Taschenbandmuskel ab. Später (1879) gibt W. Krause, Handbuch der Anat. II. p. 421 eine Abbildung.

sehr selten bei Männern vollkommen fehlt, bei Frauen dagegen in der Regel nur schwach ausgebildet ist und bei diesen letzteren offenbar auf derjenigen Stufe seiner Entwickelung stehen bleibt, die er bei Kindern in den ersten Lebensmonaten erreicht hat. So fiel mir namentlich bei Frauen die Uebereinstimmung dieses Muskels nach der Art und Weise der Anordnung und der Feinheit seiner Muskelbündel mit den bei einem 15monatlichen Knaben beobachteten Structurverhältnissen auf.

Was die Lagerung des Muskels anlangt, so weichen meine Beobachtungen von denen Rüdingers darin ab, dass es mir niemals gelungen ist, ein selbständiges Lager von Muskelfasern in der Form eines isolirten Bündels namentlich an der Stelle ausfindig zu machen, wo sie Rüdinger angetroffen und abgebildet hat. In der grössten Anzahl der von mir untersuchten Fälle nahm der Taschenband-Muskel eine Stelle nahe dem Centrum der falschen Stimmbändersubstanz ein und bildete hier oft ziemlich starke Gruppen von Muskelbündeln, welche das falsche Stimmband in sagittaler Richtung durchsetzten und in den mikroskopischen Frontalschnitten daher sich auf dem Querschnitt präsentirten. Bisweilen liegen die Muskelfasern nicht in ein, sondern in zwei und drei Bündel angeordnet; mehr nach vorne zu von diesen Bündeln finden sich auf den Frontalschnitten nicht selten noch feinere Muskelbündel, die oft nur aus einzelnen Muskelfasern bestehen.

Es ist allerdings richtig, dass die grössere Zahl dieser feineren Muskelbündel öfter gegen die mediale Wand der Morgagni'schen Tasche gerichtet war, als umgekehrt, mithin also eine Richtung einhielt, in welcher der von Rüdinger beschriebene Muskel verlaufen soll. Doch habe ich es niemals beobachtet, dass diese feinen Muskelbündel sich vereinigten, um einen besonderen stärkeren Zug zu bilden; auch konnte ich mich nicht davon überzeugen, dass die Fasern dicht unter der Schleimhaut gelegen seien. Nach meinen Beobachtungen liegen sie vielmehr mitten in der Substanz der falschen Stimmbänder selbst, umringt von den daselbst befindlichen Drüsen. Theilt man die ganze Länge der Schleimhautfalte, die die falschen Stimmbänder bildet, in drei gleiche Theile, so findet man, dass der Muskel in vielen Fällen, und namentlich dann, wenn er gut ausgebildet ist, folgenden Verlauf zeigt: In der Mitte des Längsdurchmessers des falschen Stimmbandes nimmt der Muskel den ganzen oberen Theil des

Bandes ein; er reicht aber auch bis zum unteren Drittel der das falsche Stimmband bildenden Schleimhautfalte hinunter.

Gegen den Schildknorpel hin, also im vorderen Drittel des Morgagni'schen Bandes, steigt der Muskel zuweilen noch tiefer hinab; gegen die Giesskannenknorpel hin nimmt er dagegen einen geringeren Raum in der Substanz der falschen Stimmbänder ein und liegt, wie wir es später noch näher erörtern werden, höher. An dem letztgenannten Orte nimmt auch das falsche Stimmband in Folge der Vermehrung der es durchsetzenden Drüsen an Umfang zu. Zuweilen stösst man auf Kehlköpfe, in denen der Muskel so stark entwickelt ist, dass er die ganze Dicke des falschen Stimmbandes einnimmt, so dass dieses letztere dann wegen seines Reichsthums an Muskelgewebe der Structur der wahren Stimmbänder sich nähert. In diesen Fällen ist dann die Drüsenmenge auffallend gering, während die einzelnen Muskelbündel, indem sie sich weiter ausbreiten, bisweilen die Schleimhaut erreichen. Auf Tafel XXVI Fig. 1 A ist ein solches Präparat abgebildet, welches den oft vorkommenden Reichthum an Muskelgewebe im falschen Stimmbande gut illustrirt.

Auf Tafel XXVI Fig. 1 B habe ich den unteren Rand (die zwischen a und b der Fig. I A liegende Strecke) der falschen Stimmbänder desselben Präparates in vergrössertem Maassstabe aufgezeichnet, um die Bündel der querdurchschnittenen Muskelfasern, die mehr oberflächlich unter der Schleimhaut liegen, deutlicher zu zeigen. Es gehört diese Abildung allerdings zu einem Präparat, das uns durch seinen ausserordentlichen Reichthum an Muskeln auffiel. Doch will ich bemerken, dass ich bei dem relativ beschränkten Materiale, das ich untersuchte, mehrmals auf einen ähnlichen Muskelreichthum stiess.

Auf vielen Präparaten fand ich ausser den querdurchschnittenen Muskelfasern auch solche, die auf dem Querschnitt in der Schief- und Längsrichtung verliefen. Letztere sind auf Taf. XXVI Fig. 1 B (front. M. M.) zu sehen. Diese Faserzüge verlaufen in der Regel in einer etwas schiefen Richtung durch den oberen Abschnitt der falschen Stimmbänder in zierlich wellenförmigen Windungen und verlieren sich dann in der Richtung zu der inneren Oberfläche des Schildknorpels.

Zuweilen zweigen sich von diesen eben beschriebenen Muskelbündeln einzelne Fasern ab, die fächerartig in die eigentliche

Falte der falschen Stimmbänder ausstrahlen, wobei sie, sich in immer feinere Muskelfasern theilend, in der Falte nach abwärts verlaufen, um stellenweise bis fast an die Schleimhaut zu reichen. Diese Faserzüge nehmen gewöhnlich den von den sagittalen Fasern freigelassenen Raum ein und drängen sich zwischen die hier in Menge befindlichen Drüsen. Sie finden sich, ebenso wie auch die feineren querdurchschnittenen sagittalen Muskelbündel, in grösserer Anzahl in der Nähe der medialen Wand der Morgagni'schen Tasche. Eine gewisse Gesetzmässigkeit in dem Mengen-Verhältnisse der sagittal und frontal verlaufenden Bündel untereinander habe ich nicht bemerken können. In den einen Kehlköpfen wiegen auf dem Frontalschnitt die querdurchschnittenen, in den anderen die schief- oder längsgetroffenen Fasern vor. Bei einem 19jährigen Jüngling fehlten die querdurchschnittenen Fasern beinahe gänzlich und fand man an ihrer Statt (auf den Querschnitten des Bandes) relativ stark entwickelte Längsfaserzüge, die also die Substanz der falschen Stimmbänder in mehr frontaler Richtung fächerartig durchzogen und bis fast an das submucöse Gewebe des untersten Theils der die falschen Stimmbänder bildenden Falte reichten, um hier zwischen den Drüsen zu endigen. Bei einem 61jährigen Manne dagegen fand ich beinahe ausschliesslich sagittale Bündel, deren Hauptmasse in dem oberen Drittel des Bandes lag; während Gruppen kleinerer Muskelbündel sogar bis zur unteren Grenze des mittleren Drittel desselben reichten. Aus ähnlichen individuellen Verschiedenheiten mögen sich auch die oben erwähnten Differenzen in den Angaben von Rüdinger und mir erklären.

Bei der Untersuchung des Ursprunges sowohl der Frontal- als Sagittalbündel konnte ich an vielen Präparaten constatiren:

1) dass die Sagittalmuskeln mit den benachbarten an der lateralen Wand der Morgagni'schen Tasche befindlichen m. m. thyreo-arytaenoideus und thyreo-ary-epiglotticus (Henle) in keinerlei Zusammenhang sich befanden. Diese letzteren gelangen in manchen Fällen nach oben zu nicht einmal bis an den Grund der Morgagni'schen Tasche, so dass zwischen ihnen und den Muskeln der falschen Stimmbänder ein ansehnlicher muskelfreier Raum übrig bleibt. In anderen Fällen sah ich die an der lateralen Wand der Morgagni'schen Tasche gelegenen Muskeln, die sich auf den Präparaten bald quer, bald schief durchschnitten präsentirten, den oberen blinden Grund der Morgagni'schen Tasche überschreiten

und, die Richtung nach oben und etwas medianwärts beibehaltend, in schiefer Direction den oberen Theil der falschen Stimmbänder durchlaufen, um sich schliesslich wahrscheinlich an der Seitenwand des Kehlkopfes zu verlieren. (Vgl. Fig. 1 A. m. thyr. ar. ext.) Von diesen Muskeln entspringen denn auch zum Theil die bereits oben beschriebenen in der Substanz der falschen Stimmbänder schieffrontal verlaufenden Muskelbündel.

2. Es liess sich ferner feststellen, dass ein anderer Theil der in den falschen Stimmbändern schief-frontal verlaufenden Muskelbündel mit den benachbarten Muskeln in keinerlei Zusammenhange standen. Es zeigt sich an mikroskopischen Schnitten zweifellos, dass dieselben von der Wand des Kehlkopfes, zwischen den quer- und schiefdurchschnittenen Muskelbündeln des m. thyreo-arytaenoides externus ihren Anfang nehmen und sich direct in die falschen Stimmbänder begeben, um in denselben in der bereits erwähnten Weise zu enden. Es ist mir leider nicht gelungen, diese im wesentlichen frontal verlaufenden Muskelbündel (s. Fig. 1 B front. M. M.) durch Messer-Präparation zu isoliren, denn obschon sie mikroskopisch sehr deutlich wahrnehmbar sind, zeigen sie sich im Verhältniss zu dem mächtigen mit Drüsen durchsetzten Bindegewebslager doch nur schwach entwickelt.

Um den Beginn, Verlauf und die Anheftungsweise der sagittalen Taschenbandmuskeln festzustellen, fertigte ich mir noch vollständige Serien von Frontalschnitten in der Richtung von dem Schild- zu dem Giesskannenknorpel an. An dem Schildknorpel ist die das falsche Stimmband bildende Schleimhautfalte ziemlich dünn und relativ arm an Drüsen; im weiteren Verlauf verdickt sich dieselbe in allen ihren Dimensionen namentlich durch Zunahme der Drüsensubstanz und des interstitiellen Bindegewebes; in der Nähe der Giesskannenknorpel besteht sie schliesslich in ihrer ganzen Dicke beinahe nur aus Drüsen.

Auf den ersten Schnitten, vom Schildknorpel an gerechnet, erscheint die ganze Dicke des falschen Stimmbandes von den querdurchschnittenen Muskelbündeln eingenommen, zwischen welchen zuweilen auch längsgetroffene zu sehen sind. Auf weiteren den Giesskannenknorpeln sich nähernden Schnitten verdickt sich das falsche Stimmband im Ganzen, während der Muskel, wie es auf den Frontalschnitten zu sehen ist, eine höhere Lage als früher, d. h. eine dem Kopfe mehr genäherte Lage einnimmt. So kommt

es, dass wenn in den ersten — dem Schildknorpel näher gelegenen — Schnitten, der Muskel zwei Drittel der Dicke des falschen Stimmbandes einnahm, er jetzt nur die Hälfte desselben umfasst; nur die Frontalbündel, wenn solche überhaupt vorhanden, reichen tiefer herab. In der Nähe der Giesskannenknorpel finden sich schliesslich querdurchschnittene Muskeln nur noch im oberen Theil der Schnitte, an der Basis des falschen Stimmbandes; der untere Theil ist ganz von Drüsen erfüllt, zwischen welchen hin und wieder spärliche Frontalbündel verlaufen. Die grösste Masse dieser letzteren, die auf den in der Nähe des Schildknorpels angelegten Schnitten sich in dem oberen Theil des Stimmbandes befand, verläuft nun, in der Nähe des Giesskannenknorpels, in schiefer Richtung am falschen Stimmbande vorbei, und ist höher gelegen, als die Basis der Falte, die das Band bildet.

Untersucht man mikroskopisch durch Präparation den Beginn und die Insertion des Hauptmuskels des falschen Stimmbandes, d. h. der sagittalen Fasern, so findet man, dass derselbe von der lateralen Fläche des Giesskannenknorpels entspringt und an der Basis der Epiglottis inserirt.

Was die Function der hier näher geschilderten Muskeln der falschen Stimmbänder anlangt, so können die sagittalen Bündel die Taschenbänder erschlaffen. Die fronto-vertical, resp. schief verlaufenden Muskelfasern können die Falte selbst, welche das Stimmband bildet, verkürzen, dabei mechanisch das Secret aus den daselbst befindlichen Drüsen herausdrücken und zugleich die Höhle der Morgagni'schen Tasche vergrössern, indem sie ihre spaltförmige Oeffnung in eine klaffendere und weitere umwandeln. Es ist unzweifelhaft, dass Alles dieses einen bestimmten Einfluss sowohl auf die Phonation, als auch namentlich auf die Erzeugung des bestimmten, Jedem eigenthümlichen Klanges der Stimme, als auch auf den Grad der Resonanz des durch den Kehlkopf erzeugten Lautes haben muss. Es ist vielleicht möglich durch die Gegenwart dieses Muskels in den falschen Stimmbändern jene pathologischen Fälle zu erklären, in denen die von einer sog. catarrhalischen Paralyse der wahren Stimmbänder befallenen Kranken noch zu phoniren im Stande sind. Die Phonation müsste dann mit Hilfe der Taschenbänder geschehen.

Ich will nun noch mit einigen Worten der Befunde an den Kehlköpfen von Frauen gedenken. Wie erwähnt, sind die in Rede

stehenden Muskeln bei ihnen nur unvollkommen entwickelt, oft nur auf einzelne Muskelbündel beschränkt und zuweilen nur mit Mühe aufzufinden. Auf Grund der von mir untersuchten Präparate glaube ich annehmen zu dürfen, dass diese Muskeln sich bei ihnen nach der Geburt nicht weiter entwickeln, sondern auf der Stufe stehen bleiben, wie ich sie bei Kindern in den ersten Lebensmonaten vorfand.

So fand ich bei 2-, 3- und 5jährigen Knaben diese Muskeln schon ziemlich gut entwickelt, während z. B. bei einem 24jährigen Mädchen, wie gesagt, die Anordnung der Muskelbündel und Feinheit der einzelnen Fasern sich auffallend den bei einem 15monatlichen Knaben gefundenen Verhältnissen näherten.

Es frägt sich nun, in welcher Weise diese Muskeln zu der relativ bedeutenden Grösse, wie man sie bei erwachsenen Männern findet, heranwachsen. So viel es mir möglich war, diese Frage näher zu verfolgen, komme ich zu der Ueberzeugung, dass hiebei sowohl die Zahl der Muskelfasern sich vermehrt als auch jede einzelne Faser an Umfang zunimmt.

In der Hoffnung auch bei Thieren einen ähnlichen Muskel aufzufinden, untersuchte ich die Kehlköpfe vom Ochsen, Schaf, von der Gemse, dem Hund, der Katze, dem Schwein, Kaninchen und Hasen. Bei der Mehrzahl dieser Thiere sind die falschen Stimmbänder entweder sehr wenig ausgebildet oder eben gar nicht vorhanden. Nur beim Schwein, bei der Katze und namentlich beim Hunde sind dieselben besser entwickelt. Doch habe ich nirgends einen ähnlichen Muskel wie beim Menschen in ihnen auffinden können. Es sind mir dabei jedoch einige Eigenthümlichkeiten in dem Gewebe der falschen und wahren Stimmbänder dieser Thiere aufgefallen, derer ich schliesslich kurz gedenken will. So ist z. B. bei dem Schafe die freie Fläche beider Stimmbänder in eine grosse Anzahl von Schleimhautfalten gelegt, die sehr reich an traubenförmigen Drüsen sind. Dagegen sind sowohl bei dem Schweine, als beim Hunde die Drüsen nur in geringer Zahl vorhanden. Bei den Hunden fand ich das Gewebe der falschen Stimmbänder in ihrer ganzen Ausdehnung am freien Rande verknorpelt. In solchen Fällen befinden sich die Drüsen hinter dem Knorpel und eröffnen sich durch denselben hindurch in die Tasche. Es hat mir leider die Gelegenheit gefehlt auch Kehlköpfe von Affen zu untersuchen. Es wäre möglich, dass in den falschen Stimmbändern derselben,

wenigstens der anthropoiden Formen, sich ein dem Taschenband-Muskel des Menschen homologer Muskel vorfindet.

II. Die Nervenendigungen in den wahren Stimmbändern des Menschen und der Säugethiere.

Es ist a priori anzunehmen, dass ein Organ wie der Kehlkopf, der einer höchst vollkommenen und detaillirten Function vorzustehen die Aufgabe hat, sich durch einen besonderen Reichthum an Nervenfasern auszeichnen müsse. Die ausserordentliche Empfindlichkeit der Kehlkopfschleimhaut überhaupt und in specie der wahren Stimmbänder, physikalischen wie chemischen Reizen gegenüber, ist denn auch zur Genüge Jedem bekannt, der einmal Gelegenheit gehabt hat an und in dem Kehlkopfe zu manipuliren. Es dürfte daher nicht ohne Interesse sein dem mikroskopischen Verhalten der Kehlkopfnerven, namentlich an den Chordae vocales, näher nachzugehen.

Makroskopisch sind die Nerven des Kehlkopfs ziemlich genau erforscht und wenn es auch in der Frage über die Innervation des Larynx noch einige dunkle Puncte giebt, so können wir doch die Hauptsachen als sichergestellt ansehen. Die Frage nach dem mikroskopischen Verhalten der Kehlkopfsnerven und nach ihren Endigungen ist bisher nur wenig behandelt worden.

Zwar sind bereits einige Versuche gemacht worden, die Verhältnisse der Nervenendigungen in dem Kehlkopfe festzustellen; das bisher erlangte Resultat kann jedoch nicht als ein befriedigendes bezeichnet werden. So hat Boldyrew[1]), indem er die Schleimhaut des Kehlkopfes von Säugethieren nach Cohnheim's Methode mit Goldchlorid behandelte, in der subepithelialen Schicht ein Nervengeflecht gefunden, von dem einige Primitivfasern nach seiner Beschreibung frei in dem Gewebe mit einer unbedeutenden Verdickung endigten, während andere in eine körnige granulöse, von einer kernhaltigen Scheide umgebene Masse übergingen. Leider begnügt sich der Verfasser mit dieser kurzen Beschreibung und ist es hiebei zu bedauern, dass seiner Abhandlung keine Abbildungen beigelegt sind.

---

1) Boldyrew, Beiträge zur Kenntniss der Nerven, Blut- und Lymphgefässe der Kehlkopfsschleimhaut. Dieses Archiv Bd. VII. 1871. S. 166.



Ferner ist die Arbeit von v. Luschka[1]) zu erwähnen. Er macerirte die Schleimhaut des Kehlkopfes in einer schwachen Lösung von Salzsäure und constatirte einen grossen Reichthum von Nervenfasern, die in dem Gewebe „netzartige Geflechte“ bildeten. Die Nervenendigungen präsentirten sich ihm in der Form von eigenthümlichen birnförmigen oder ovalen Körperchen, die eine Breite von 0,0035 mm. hatten und keine sie isolirende Scheide zeigten. In jedem solchen Körperchen verläuft ein feiner Axencylinder, der in demselben, bald höher, bald tiefer, abgerundet und meist etwas aufgetrieben endet. Die das knopfförmige Ende des Axencylinders umgebende, sich jedoch, der fast gleichen lichtbrechenden Eigenschaft wegen, vom Axencylinder nicht immer scharf abgrenzende Substanz der Körperchen zeigte sich bald homogen, bald fein granulirt, indem sie nur ausnahmsweise eine wechselnde Anzahl feiner Moleküle einschloss.

Luschka fügt dieser Beschreibung nichts weiter hinzu und erwähnt nicht einmal, an welcher Stelle des Kehlkopfes er diese Endigungen gesehen hat. Leider vermisst man auch hier wiederum Abbildungen, was um so misslicher ist, als es nach seiner Beschreibung sehr schwierig ist, sich eine klare Vorstellung von den von ihm beschriebenen Nervenendigungen zu bilden. Er beruft sich zwar auf Abbildungen, die in der Arbeit von Michael-Freyfeld-Szabadföldy[2]) erschienen sind und sagt, die von letzterem in der Schleimhaut der Zunge gefundenen Nervenendigungen ähnelten sehr den von ihm beobachteten; doch können diese Abbildungen, weil sie sehr schematisch gehalten sind, kaum zur Aufklärung dessen dienen, was Luschka im Kehlkopfe gesehen hat.

Ferner sah Lindemann die Nervenfasern an der hinteren oder unteren Oberfläche der Epiglottis des Menschen in Form von Endkolben endigen; auch fand er in der submucösen Schicht der Epiglottis des Menschen Nervenganglien.

Da in der letzteren Zeit sowohl in der Epiglottis als auch in

---

1) Luschka, Die Schleimhaut des Cavum laryngis. Dieses Archiv Bd. V. 1869. S. 127—136.

2) Michael-Freyfeld-Szabadföldy. Virch. Arch. Bd. 38. 1867. S. 177—183.

3) Lindemann, Ueber die Nerven der Kehlkopfschleimhaut. Zeitschrift f. rationelle Medic. 3. Reihe. Bd. 36. S. 148 ff. 1869.

anderen Theilen des Kehlkopfes Gebilde aufgefunden worden sind, die mit den schon lange bekannten Geschmacksorganen in der Zunge der Form nach grosse Aehnlichkeit darbieten, so halten wir es für nothwendig dieser letzteren mit einigen Worten Erwähnung zu thuen. Diese Bildungen sind bekanntlich zuerst in der Zunge der Säugethiere gleichzeitig von Lovén[1]) und Schwalbe[2]) entdeckt und sehr genau beschrieben worden. Schon damals sind bereits Vermuthungen über den Zusammenhang dieser Gebilde mit dem Nervensystem ausgesprochen worden. (Lovén, Hönigschmied, Sertoli[3]). Hönigschmied[4]) lieferte auch Abbildungen, die in höchst überzeugender Weise den unmittelbaren Zusammenhang der Nervenfasern mit den Geschmacksorganen bei der Katze illustrirten. Weitere Untersuchungen desselben Verfassers in Gemeinschaft mit Vintschgau[5]) ergaben, dass nach einer Durchschneidung des n. glossopharyngeus am Kaninchen rapide degenerative Processe in den Geschmacksorganen an der entsprechenden Seite der Zunge Platz griffen. Dieses Experiment bewies den unmittelbaren Zusammenhang dieser Gebilde mit dem Nervensystem. Später sind diese Versuche nochmals von Vintschgau[6]) und auch von Ranvier[7]) mit dem gleichen Erfolge wiederholt worden.

Den Untersuchungen von Verson[8]) war es vorbehalten, in der Epiglottis des Menschen sog. becherförmige Organe, Bildungen, die den an der Zunge gefundenen sehr ähnlich waren, aufzufinden. Es war ihm jedoch nicht gelungen einen Zusammenhang derselben mit dem Nervensystem ausfindig zu machen, deswegen traut er es sich auch nicht zu, denselben den Character rein nervöser Bil-

---

1) Christian Lovén, Dieses Archiv Bd. IV. S. 96. 1868.

2) G. Schwalbe, Dieses Archiv Bd. IV. S. 154. 1868.

3) E. Sertoli, in „Untersuchungen zur Naturlehre des Menschen und der Thiere“ von Moleschott. Bd. XI. S. 403. 1876.

4) Hönigschmied, Beitr. z. mikr. Anat. d. Geschmacksorgane der Säugethiere. Zeitschr. f. wissensch. Zool. Bd. XXIII. S. 414. 1873.

5) M. v. Vintschgau, Beobachtungen über die Veränderungen der Schmeckbecher nach Durchschneidung des n. glossopharyngeus. Pflüg. Arch. XXIII.

6) Vintschgau und Hönigschmied, Nerv. glossopharyng. u. Schmeckbecher. Pflüg. Arch. Bd. XIV.

7) Ranvier, Traité technique d'histologie, S. 949. 1882.

8) Verson, Stricker's Handbuch.

dungen beizulegen. W. Krause[1]) sah sie gleichfalls in der Epiglottis und erklärt sie für vollkommen gleich mit den Geschmacksorganen der Zunge, weil sie nach seiner Meinung mit den Nerven in Verbindung ständen. Aehnliche Gebilde sind auch bei vielen Thieren gefunden worden.

Die interessantesten Untersuchungen in dieser Richtung sind vor Kurzem von Davis[2]) veröffentlicht worden. Bei Hunden fand er die becherförmigen Organe in den verschiedensten Abschnitten des Kehlkopfes; so im zweiten Viertel der Hinterfläche des Kehldeckels, auf dem lig. ary-epiglotticum, der Innenfläche des Giesskannenknorpels, zahlreich auch auf der freien Fläche des unteren Stimmbandes, nahe dessen hinterer Insertion hart an der Grenze des mit einer wellenförmigen Linie endigenden Flimmerepithels. Auf den falschen Stimmbändern und in dem sinus Morgagni fand er dieselben nicht vor. Bei der Katze, dem Kaninchen, Kalb und Schwein waren die Becher auf die hintere Fläche der Epiglottis und die Giesskannenknorpel beschränkt.

Bei erwachsenen Menschen beginnen nach seiner Angabe die Becher bereits 3,5 mm unter der Spitze des Kehldeckels und erstrecken sich so weit, als die nicht flimmernde Auskleidung des larynx reicht, mit Ausnahme der Stimmbänder. Die Innenfläche der ligg. ary-epiglottica, wenigstens in ihrem oberen Theile, enthält keine Becher, dagegen ist die Innenfläche der pars arytaenoidea an denselben reich. Ihre Grösse variirt bei dem Menschen mehr als bei den Hunden; bei den letzteren wiederum mehr als bei dem Kaninchen, Kalb und Schwein.

Der Zusammenhang dieser in dem Kehlkopfe entdeckten Gebilde mit Nerven ist bisher nicht bewiesen worden. Davis behauptet zwar Nerven gesehen zu haben, die zu den Bechern verliefen, kennt aber die Art ihrer Vereinigung mit den Bechern nicht. Auf die oben citirten Arbeiten von v. Vintschgau und Hönigschmied sich stützend, glaubt er in diesen Bildungen den Geschmacksorganen der Zunge ähnliche Endorgane sensibler Nerven erblicken zu sollen.

---

1) W. Krause, Handbuch der allgemeinen und mikrosk. Anatomie. 1876. S. 197.

2) Davis, Die becherförmigen Organe des Kehlkopfes. Dieses Archiv Bd. XIV. S. 158—167.

Aus dem Angeführten ist also zu ersehen, dass über die Nervenendigungen in dem Kehlkopfe überhaupt bisher nur sehr wenig, speciell über die Endigungen der Nerven in den wahren Stimmbändern aber so gut wie gar nichts Positives bekannt geworden ist.

Die von uns unternommenen Untersuchungen, die sich auf die wahren Stimmbänder der Säugethiere und des Menschen erstreckten und nach den weiter unten angegebenen Methoden ausgeführt wurden, lassen sich in zwei Reihen trennen.

In dem einen Falle wurde das nach einer bestimmten Methode bearbeitete Präparat unter der Lupe zerzupft und in Glycerin untersucht, wobei auf die Beziehungen der daselbst befindlichen Nerven zu den übrigen Geweben besonders geachtet wurde.

In dem anderen Falle wurde das in bestimmter Weise behandelte Präparat erhärtet und in feine Schnitte zerlegt.

In dem ersteren Falle wurden nun die Präparate in folgender Weise behandelt: Nachdem kleine Stückchen aus den wahren Stimmbändern mit dem in denselben befindlichen Muskel (m. thyreoarytaenoid. intern.) herausgeschnitten waren, wurden dieselben auf 5—10 Minuten in eine 5% Lösung von Ameisensäure oder von frisch ausgepressten Citronensaft hineingelegt. Hierauf wurden sie auf 15—20 Minuten in eine $^1/_2$—1 % Goldchloridlösung gebracht, von dort wieder in die 5% Ameisensäure transportirt, woselbst sie an einem dunklen Orte so lange aufbewahrt wurden, bis eine vollkommene Reduction des Goldes eingetreten war. Es pflegte dies in 2—4 Wochen der Fall zu sein.

Bei mikroskopischer Betrachtung der gehörig zerzupften Präparate in Glycerin fiel zunächst der ausserordentliche Reichthum an doppeltconturirten Nervenfasern auf, die in dichten Bündeln das Gewebe durchsetzten. Dort, wo die Reduction des Goldes nicht zu übermässig war, konnte man die schwachen Conturen der Schwann'schen Scheide, stellenweise selbst ihre Kerne erkennen. Viele Nervenfasern trennten sich von ihrem Bündel, bogen, kleinere oder grössere Schlingen bildend, ab, um sich mit anderen Nervenbündeln zu vereinigen.

Gewöhnlich beginnen die dicken Bündel sich zwischen den Muskelfasern dichotomisch zu theilen und bilden so Verzweigungen, die einige Aehnlichkeit mit Gänsefüssen haben; diese letzteren theilen sich wiederum in einzelne Fasern, die nun direkt beinahe

zu jeder einzelnen Muskelfaser verlaufen, um an der Oberfläche derselben in der bekannten Weise mit motorischen Platten zu enden.

Ein anderer Theil der Nervenfasern begiebt sich, in Bündel angeordnet, zu der Epithelialschicht. Ihren weiteren Verlauf zu verfolgen, war bei diesem Verfahren nicht möglich, da die Epithelschicht gewöhnlich abgelöst war.

Die verwickeltere Frage über die Endigungen der Nerven in dem Epithel der wahren Stimmbänder machte anfangs viele Schwierigkeiten. Denn, wenn auch die Histiologie in dem Goldchlorid ein treffliches specifisches Tinctionsmittel für die Nervensubstanz gefunden hat, so deutet doch schon die Menge von Variationen, in welchen diese Tinctionsmethode von verschiedenen Autoren angewendet wird, darauf hin, dass man sich bei der Bearbeitung verschiedener Organe und Gewebe niemals auf eine und dieselbe Behandlungsweise verlassen kann. Offenbar hängt die Erlangung eines wünschenswerthen Resultates mit Hilfe dieses Reactives von der Auffindung einer für den gegebenen Fall mehr oder minder passenden Modification dieses Imprägnationsverfahrens ab. Jedes Organ mit dem ihm eigenthümlichen Gewebe hat seine bestimmten physikalischen wie chemischen Eigenschaften. Diese sind offenbar die Ursache, weshalb sich verschiedene Gewebe einer und derselben Behandlungsweise gegenüber sehr verschieden verhalten. Indem wir die verschiedenen, von Cohnheim[1]), Ranvier[2]) Löwit[3]) und Pfitzner[4]) empohlenen Methoden der Goldchloridbehandlung durchprobirten, fanden wir, dass die von Ranvier und Löwit sich für unseren Fall am meisten eigneten.

Die gelungensten Präparate erhielten wir nach folgenden zwei Modi der Bearbeitung. Wir entnahmen genügend kleine Stückchen des wahren Stimmbandes, indem wir sie wo möglich von ganz frischen Kehlköpfen mit einer krummen Scheere vorsichtig von dem unterliegenden Gewebe abtrugen und dabei jede unnöthige Berührung des Instrumentes mit ihrer Oberfläche vermieden, weil

1) J. Cohnheim, Ueber die Endigung der sensiblen Nerven in der Hornhaut. Virch. Arch. Bd. 38. S. 343. 1867.

2) Ranvier l. c. p. 813 et 826.

3) Löwit, Die Nerven der glatten Muskulatur. Wien. Acad. Ber. LXXXI. 1875.

4) Pfitzner, Nervenendigung im Epithel. Morphol. Jahrbuch. Bd. VII. S. 727. 1882.



dadurch leicht das Epithel beschädigt werden kann. Namentlich suchten wir des in die rima glottidis vorspringenden Randes des wahren Stimmbandes habhaft zu werden. Dieser Theil sitzt seiner Unterlage fest auf und muss desshalb im Schnitt abgetragen werden, während die Schleimhaut sowohl oberhalb zu den Morgagni'schen Taschen hin, als auch nach unten, der Trachea zu, sich leicht von ihrer Unterlage abpräpariren lässt. Die so gewonnenen Stücke wurden direct in $^1/_2$—1 % Goldchlorid- oder Goldchloridnatrium-Lösung gelegt und darin so lange liegen gelassen, bis sie eine strohgelbe Farbe angenommen hatten (10—20—25 Minuten). Darauf wurden sie in destillirtem Wasser schwach abgewaschen, in 5 % Ameisensäurelösung hineingebracht und darin an einem hellen Orte — am Besten in der Nähe des Fensters — so lange liegen gelassen, bis eine genügende Reduction des Goldes eingetreten wer (10—20 St.). Es ist hierbei darauf zu achten, dass die Präparate durch zu langes Liegen in der Ameisensäure nicht zu stark reducirt werden.

Die Präparate wurden dann in 75—80 %, dann in absoluten Alkohol gebracht. Die Schnitte wurden nach den gebräuchlichen Verfahrungsweisen in Canadabalsam eingedeckt.

Die andere Methode, die uns ganz besonders gute Präparate lieferte, war folgende: Der frische Gewebstheil wurde in 3 % Salpetersäurelösung gelegt, nach 2—10 Minuten in eine schwache Alaunlösung — zur Neutralisation der Säure — transferirt und dann in der oben beschriebenen Weise mit Goldchlorid etc. behandelt.

Nach diesen Behandlungsweisen untersuchte ich Kehlköpfe von Hunden, Kaninchen, Meerschweinchen, Hühnern und von Menschen. Die besten Präparate erhielt ich von den Stimmbändern des Hundes und beginne deswegen die Beschreibung der Befunde mit ihnen. Es ist mir hier gelungen in dem Epithel der wahren Stimmbänder sehr klare und deutliche Bilder der Nervenendigungen in den sog. Geschmackknospen (Krause) oder becherförmigen Organen zu erhalten, die, wie bereits bekannt, in den wahren Stimmbändern dieser Thiere vorkommen.

Zu diesen becherförmigen Organen zieht in der subepithelialen Schicht unter leichter Schlängelung ein kleines Nervenbündel oder eine einzelne Nervenfaser. Oft zeigen diese Nerven in ihrem Verlaufe Varicositäten; ihre feinere Struktur ist jedoch in Folge der oft sehr intensiven Färbung nicht näher festzustellen. Unter

einem oft fast rechten Winkel zweigen sich bald eine, bald mehrere Fasern von dem Bündel zu der Epithelschicht ab und bilden an der Grenze derselben eine längliche knopfförmige Auftreibung. Aus dieser Auftreibung entspringt ein feinerer Nervenfaden, der in die Epithelialschicht eintritt und leicht geschlängelt in das Becherorgan selbst hineindringt. In anderen Fällen, wenn zwei Becherorgane neben einander sich befinden, was namentlich bei Hunden oft vorzukommen pflegt, theilt sich auch das von der kolbigen Anschwellung einfach abgehende Nervenfädchen im weiteren Verlauf in zwei Aeste, welche in die nebeneinander sitzenden Becherorgane eindringen und daselbst mit deutlich wahrnehmbaren Verzweigungen endigen. Stellenweise erscheinen diese als schwarze nicht immer deutlich (in dem Becherorgane) durchschimmernde feine Netze (s. Taf. XXVI Fig. 2).

Was nun die Form der Becherorgane selbst anlangt, so scheinen sie sich von den in der Zunge bekannten Gebilden durch Nichts wesentlich zu unterscheiden. In ihrer Architectur zeigen sie untereinander eine gewisse Verschiedenheit. So erscheinen sie einmal in der Form von runden etwas plattgedrückten Knollen und bestehen aus einer grossen Anzahl von Zellen; das andere Mal trifft man ähnliche Gebilde, jedoch in der Form von schmalen cylinderartigen Figuren, welche nur aus einigen in die Länge gezogenen und perpendiculär gestellten Epithelzellen bestehen, zwischen denen die Nerven enden. Wenn zur Bildung der erst beschriebenen Form ungefähr 20—40 Epithelzellen zusammentreten, so findet man in der letzteren Form nicht mehr denn 5—6.

Zwischen diesen beiden Extremen giebt es selbstverständlich zahlreiche Uebergangsformen.

Ausser den soeben beschriebenen Nervenendigungen in den Geschmacksknospen selbst finden sich nun noch andere, die denen, welche man in der Epithelschicht der wahren Stimmbänder bei den Kaninchen findet (s. w. u.), vollkommen gleich sind. Es sind dies meist pinselartige Ausstrahlungen feiner Nervenfäden, die zwischen die Zellen der Epithelschicht hineindringen und bis fast an die freie Oberfläche derselben gelangen. Auch einzelne isolirte Nervenfäden zeigen ein ähnliches Verhalten.

Hier dicht unter der freien Oberfläche biegen sie sich oft um und enden mit einer kleinen, aber deutlichen Anschwellung. Es ist schwer zu entscheiden, ob diese letztere wirklich das freie Ende

der Nervenfaser darstellt oder das Produkt einer ungleichmässigen Reduktion des Goldes ist. Ebenso schwer ist es zu sagen, ob die Nerven zwischen den Epithelzellen oder in diesen letzteren selbst enden. Soviel ich sehen konnte schien es mir, dass die Nerven frei zwischen den Zellen enden.

Was nun die eben erwähnten pinselförmigen Bildungen anlangt, so zeigten sie folgendes Verhältniss. Ein Nervenstämmchen nähert sich der Epithelschicht und bildet hier oft eine deutliche ovale Auftreibung. Von dieser entspringt ein einzelner Nervenfaden, der dann entweder, wie bereits erwähnt, oft bis an die Oberfläche der Epithelschicht dringt, oder aber diese Nervenfaser theilt sich beim Eintritt in die Epithelschicht in viele feinere Fäden, welche dann büschelförmig, ohne sich weit von einander zu entfernen, vorwärts dringen. Unweit der freien Oberfläche der Epithelschicht rücken diese Fäden wieder näher aneinander, indem sie hierbei oft Umbiegungen bilden, die gegen das Innere der pinselförmigen Figur gerichtet sind.

Vergleicht man diese Nervenendigungen mit den früher erwähnten, die in die kleinen, aus 5—6 Zellen bestehenden Becherorgane eintreten — oder vielmehr von diesen nur gleichsam umrahmt werden — so kommt man unwillkürlich auf den Gedanken, es möchten diese scheinbar verschiedenen Gebilde nur Glieder einer zusammengehörigen Reihe sein. Es erscheint mir wahrscheinlich, dass in dem letzteren Falle, d. h. bei den kleinen einfachen Becherorganen, die die Nervenpinsel umgebenden gewöhnlichen Epithelzellen nur ihre Form und Anordnung etwas geändert und auf diese Weise für dieselben eine Art von Decke oder Einfassung gebildet haben, die sie von allen Seiten schützt auf dem Wege zu dem Ziele ihrer functionellen Thätigkeit d. h. zu der Oberfläche des Organes. Ist eine solche Auffassung zulässig, so ist es auch erlaubt die grösseren Becherorgane ebenso wie die kleineren, da zwischen ihnen nur ein quantitativer Unterschied besteht, ebenfalls für Gebilde zu halten, die nur die Aufgabe haben, den Nervenendigungen zur Umhüllung und zum Schutze zu dienen.

Nachdem wir nunmehr festgestellt haben, dass in den becherförmigen Organen in der That Endigungen von Nervenfasern stattfinden, so drängt sich die Frage wohl auf, welcher Art die Empfindung sei, die sie vermitteln. Es sind diese Bildungen vollkommen denen der Zunge gleich, welchen bekanntlich die Aufgabe, speciell

als Geschmacksorgane zu dienen, mit Recht zugeschrieben wird. Wofür soll man nun die ähnlichen, an anderen Localitäten des Körpers, wie an der Epiglottis, dem Gaumen und den wahren Stimmbändern gefundenen Gebilde halten?

Es scheint wohl, dass man der Annahme Platz geben müsse, dass die Form allein, welche gewisse peripherische Nervenendigungen annehmen, noch durchaus nicht immer der Ausdruck für eine specifische functionelle Thätigkeit derselben zu sein braucht, sondern dass vielmehr ein und dieselbe Form an dem einen Platze der Geschmacksfunction dient, während sie an einer anderen Localität einer ganz anderen Function, vielleicht einer Druck- oder Tastempfindung z. B. vorzustehen die Aufgabe hat. Diese Auffassung erscheint um so berechtigter, als es uns bekannt ist, dass bei vielen Fischen die Nervenendigungen an der ganzen Oberfläche des Körpers eine den Geschmacksorganen sehr ähnliche Form haben. Es ist nun aber nicht gut möglich anzunehmen, dass diese Fische an der ganzen Oberfläche ihres Körpers nur Geschmacksempfindungen auszulösen im Stande seien. — Ebenso wenig erscheint es plausibel, dass becherförmige Organe an den wahren Stimmbändern für dieselbe Function vorhanden seien.

Beim Kaninchen fehlen nach meinen Befunden die Becherorgane in den wahren Stimmbändern und zeigen bei ihnen die Nervenendigungen gewisse Eigenthümlichkeiten. So finden sich ausser den pinselförmigen Endigungen, die mit den bei den Hunden beobachteten völlig übereinstimmen, noch andere Endigungen von mehr baumförmigem Habitus. In ihrem Verlauf zu der Epithelschicht theilen sich nämlich die Nervenfasern dendritisch und nach ihrem Eintritt in die letztere fahren sie in derselben Weise fort, sich in neue Aeste zu spalten. Bis zu einer gewissen Höhe angelangt biegen sie sich wieder nach unten um und erinnern in diesem ihrem Verhalten lebhaft an die Nervenendigungen in der Epithelschicht der Hornhaut.

Dieses Verhalten des Nervenendstückes, das kurz vor seiner Endigung eine bogenförmige Biegung nach rückwärts bildet, ist von mir oft beobachtet worden. Wahrscheinlich ist dasselbe bedingt durch die relativ grössere Resistenz der mehr solideren oberflächlichen Epithellage, auf welche der zarte Nervenfaden hier stösst, so dass er gezwungen wird, bei etwaigem weiteren Wachsthum seine ursprüngliche Richtung zu ändern.

An einer nur verhältnissmässig geringen Anzahl von Präparaten, die vom Meerschweinchen stammten, ist es mir gleichfalls gelungen, den eben beschriebenen ähnliche Nerven-Endigungen zu finden. Ob es bei ihnen nicht auch andere Arten von Endigungen der Nerven in den wahren Stimmbändern giebt, vermag ich für jetzt nicht zu sagen.

In dem Epithel der Stimmbänder des Hundes konnte ich ebenfalls, wenn auch nicht immer mit der wünschenswerthen Deutlichkeit, Nervenverzweigungen auffinden, die ihrem Character nach sich der baumförmigen Art, wie ich sie bei Kaninchen gesehen, näherten. Beim Menschen wollte es lange nicht gelingen an den wahren Stimmbändern eine genügende Anzahl positiver Beobachtungen über das Verhalten der Nervenendigungen zu sammeln. Und dieses namentlich aus dem Grunde, weil es ausserordentlich schwer ist einen völlig frischen und mit einer gesunden Schleimhaut versehenen menschlichen Kehlkopf zu erhalten. Ein frischer Kehlkopf ist aber eine der Haupt-Bedingungen für die Erlangung positiver Resultate nach der von mir geübten Methode der Bearbeitung. Doch spielt hierbei die Frische der Gewebe nicht die einzig massgebende Rolle. So ist es mir oft genug gelungen sehr schöne Nervenendigungen an Präparaten zu erhalten, die 24—30 Stunden nach dem Tode den Thieren entnommen waren, und in einem Falle gelang es mir sogar in einem Kehlkopfe, der von einem 10 jährigen Mädchen 4 Tage nach dem Tode gewonnen war, Nervenendigungen aufzufinden. Diesen Umstand weiss ich mir nicht zu erklären und halte ihn für einen Zufall. Stimmbänder, welche nicht frisch sind, nehmen in Gold eine bräunliche oder grauviolette Färbung an und die Nerven selbst sind immer sehr unvollkommen gefärbt. An Präparaten, die von dem erwähnten Mädchen und von einem 4 jährigen Knaben stammten, ist es mir aber gelungen, ähnliche Becherorgane, wie bei den Hunden, nachzuweisen; doch war ihre Grösse geringer und waren sie mehr in die Länge gezogen. Wir fügen die betreffenden Abbildungen nicht bei, da sich die Organe wesentlich so wie die bei den Hunden gefundenen verhielten, und die Abbildung Fig. 2 schon fertig vorlag, als es uns gelang beweisende Präparate von den menschlichen Stimmbändern zu erhalten.

Ausser diesen Nervenendigungen finden sich bei Menschen, ebenso wie bei Hunden und Kaninchen, zahlreiche, frei zwischen

dem Epithel endende isolirte Nervenfäden. Doch habe ich die pinselförmige Form bei dem Menschen vermisst. Ich zweifele indessen nicht daran, dass sich auch solche bei einer grösseren Anzahl günstiger Untersuchungsobjecte werden auffinden lassen.

Die Resultate dieser Untersuchungen lassen sich folgendermaassen zusammenfassen:

1. In dem Epithel der wahren Stimmbänder des Menschen finden sich unzweifelhaft ebensolche becherförmige Organe, wie sie früher bei den Hunden gefunden und beschrieben worden sind.

2. Bei Hunden und Menschen stellen diese Becherorgane die Endigungsorte der Nervenfasern dar.

3. Bei Hunden und Kaninchen findet sich in den wahren Stimmbändern noch eine andere und zwar pinselförmige Form der Nervenendigung.

4. Sowohl bei Hunden und Kaninchen, als auch bei Menschen und Meerschweinchen finden sich ausserdem noch intraepitheliale Nervenendigungen, die ihrer Form nach denen der Cornea gleichen.

Erklärung der Figuren auf Tafel XXVI.

Fig. 1A. Frontalschnitt durch beide Stimmbänder eines 36jährigen Mannes. 6mal. Vergr. Bezeichnung an der Figur. a—b begreift das in der folgenden Figur separat dargestellte Stück.

Fig. 1B. Das Stück a—b der Figur 1A bei ca. 40facher Vergrösserung. Sagitt. mm. front. M. M. = sagittale und frontale Taschenbandmuskeln.

Fig. 2. Schnitt durch die Chorda vocalis eines Hundes: 250mal. Vergr. Zwei becherförmige Organe (c) mit hinzutretender Nervenfaser, welche sich theilt und in beiden verästelt. a und b Nervenbündel, zum Epithel verlaufend. d Blutgefäss.

Fig. 3. Schnittstück der Chorda vocalis eines Hundes: Zwei Nervenfasern a, a, treten in das Epithel ein; an (a) links eine knopfförmige Anschwellung; a (rechts) zeigt eine pinselförmige intraepitheliale Verzweigung. Umbiegung einer intraepithelialen Nervenfibrille (links).

Fig. 4. Schnittstück der Chorda vocalis vom Kaninchen: Intraepitheliale Nervenverästelung. a Nervenfaser mit knopfförmiger Anschwellung und Endpinsel; Umbiegungen von Nervenfibrillen. b Blutgefässe.

Fig. 5. Intraepitheliale Nervenverzweigungen von mehr baumförmigem Habitus im wahren Stimmbande eines Kaninchens. a, a Nerven; b, b Blutgefässe.

(Aus dem anatomischen Institute zu Strassburg, Els.).

Ueber die Regeneration des Epithels der wahren Stimmbänder.

Von

Dr. **N. Simanowsky** (St. Petersburg).

Die Entdeckung der Karyokinese hat für das Verständniss der Rolle, welche die Zellen bei dem Regenerationsprocesse verschiedener Gewebe spielen, eine ausserordentlich grosse Bedeutung erlangt. Sie erlaubt uns ein sicheres Urtheil darüber, ob eine Zelle im Theilungsvorgange begriffen sei, oder nicht, und berechtigt sonach zu Schlüssen, bezüglich der Stellen eines Organs oder Gewebes, an welchen Neubildungsprocesse vor sich gehen. Die Beobachtung karyokinetischer Figuren muss um so werthvoller erscheinen, als noch vor nicht gar langer Zeit von competenter Seite, durch E. van Beneden[1]) und Bütschli[2]), die zweikernigen Zellen als Argumente für eine statthabende Zelltheilung angezweifelt worden sind. Zwar hat W. S. Bigelow[3]) alsbald dieser Auffassung widersprochen, immerhin aber bleibt die Bedeutung der Karyokinese für die Beurtheilung von Neubildungs- und Regenerationsvorgängen nicht hoch genug anzuschlagen. Vergl. darüber auch die Bemerkungen von N. Uskow, Dieses Arch. 21. Bd.

Bei meinen Untersuchungen über den Bau des Kehlkopfes (s. d. Arch. Bd. XXII p. 690) interessirte mich die Frage, in welcher Weise die Regeneration des Epithels der wahren Stimmbänder unter normalen und pathologischen Verhältnissen zu Stande komme. Da das

---

1) E. van Beneden, Recherches sur les Dicyémides. Bull. Acad. Belg. T. XLI, 2. Sér.

1) Bütschli, O., Zur Kenntniss des Theilungsprocesses der Knorpelzellen. Zeitschr. f. w. Zool. XXIX. Bd. p. 206. 1877.

3) Bigelow, W. S., Notiz über den Theilungsvorgang bei Knorpelzellen etc. Dieses Archiv Bd. XVI. p. 457.

Epithel an den wahren Stimmbändern beständig abgestossen und von neuem ersetzt wird, so waren a priori auch unter normalen Zuständen Erscheinungen der Regeneration an denselben zu erwarten. Zum Object meiner Untersuchung wählte ich den Kehlkopf des Kaninchens. Die Methode für die Darstellung der Karyokinese war dieselbe, wie sie von N. Uskow l. c. angegeben worden ist, mit nachfolgender Färbung in Grenacher'schem Alauncarmin [1]).

Bei der Betrachtung der Präparate, die von vollkommen normalen Kaninchenkehlköpfen stammten, sah man die tiefsten Epithelschichten aus schön geformtem Cylinderepithel bestehen, dem nach oben zu mehr rundlich gestaltete Zellen auflagen; diesen folgten 2—3 Schichten oberflächlich gelagerter Plattenepithelien. Nur bei wenigen Präparaten fand ich deutlich ausgesprochene karyokinetische Figuren und auch dann nicht mehr als eine bis zwei auf dem ganzen Schnitte; auf vielen anderen Schnitten fand ich überhaupt keine. Die Formen der karyokinetischen Figuren, die ich hier sah, waren nur zweierlei Art:

1) Der Zellenkern zeigte eine stäbchenförmige, nach allen Seiten hin mit Fortsätzen versehene Form, die viel dunkler als das übrige Protoplasma gefärbt war.

2) Der Zellenkern präsentirte sich unter der Form von zwei mit der convexen Seite gegeneinander gekehrten Halbmonden, von deren Innenfläche gegen einander gerichtete Fortsätze ausstrahlten. Diese Figuren befanden sich gewöhnlich in dem Cylinderepithel.

Um die Erscheinungen an der epithelialen Schicht unter Umständen kennen zu lernen, wo an die Regenerationsfähigkeit des Gewebes eine grössere Anforderung gestellt wird, reizte ich die wahren Stimmbänder in verschiedenem Grade mit mechanischen und chemischen Mitteln.

Die bezüglichen Versuche stellte ich folgendermassen an: Nachdem das Kaninchen auf dem Operationstische in der Rückenlage fixirt war, wurde das Fell am Halse sorgfältig geschoren und der mit kleinen scharfen Hacken fixirte blossgelegte Kehlkopf in der Mittellinie — Schildknorpel mit der darunter liegenden Schleimhaut — durchschnitten. Die Blutung bei dem Schnitte war gering und nur dann erheblich, wenn auch die Epiglottis mit verletzt war, was denn auch zu vermeiden ist. Die Wundränder wurden mit kleinen Pin-

1) Grenacher, Dieses Archiv Bd. XVI. p. 463.

cetten auseinander gehalten, die Blutung mit kleinen, in kaltes Wasser getauchten Schwämmen gestillt, worauf man die Stimmbänder gut übersehen konnte. Um nun an denselben einen mechanischen Reiz zu appliciren und von ihrer Oberfläche hinreichend viel Epithel abzustreifen, wurden sie von der Wunde aus mit einem kleinen, grobhaarigen Pinsel stark gerieben. In anderen Fällen wurde der Pinsel zunächst mit einer schwachen Lösung von Silbernitrat befeuchtet und dann die Stimmbänder in gleicher Weise gerieben. War die Operation reinlich und mit den bekannten Vorsichtsmassregeln ausgeführt, die Blutung nicht gross und gut gestillt, so übersteht das Thier sehr gut die kleine Operation und geht die Wundheilung offenbar mit grosser Schnelligkeit von Statten. Die so operirten Kaninchen wurden nach 24—48—72 Stunden getödtet, der Kehlkopf wurde sofort herausgenommen und für die mikroskopische Untersuchung weiter hergerichtet.

Nach dem Reiben der Stimmbänder, selbst mit einem grobhaarigen Pinsel, scheint das Epithel nur wenig lädirt zu werden oder aber es regenerirt sich mit grosser Schnelligkeit, denn schon 24 Stunden nach der Operation findet man unter dem Mikroscope nur selten vom Epithel entblösste Stellen. In der Regel sah ich die Stimmbänder mit einem völlig intacten Epithel überkleidet, doch fand sich in dem letzteren eine grosse Anzahl karyokinetischer Figuren, theils in den zwei schon beschriebenen Formen, theils in einer dritten Form, die für das Anfangsstadium der Karyokinese characteristisch ist: es fand sich nämlich in dem Zellenkern ein feines, sehr deutliches Netzwerk, und stellenweise traten auch scharf gezeichnete sternförmige Figuren zu Tage. Die Figuren beschränkten sich auch hier hauptsächlich auf die tiefsten Epithelschichten und fanden sich nur selten in der mittleren Schichte vor. In dem subepithelialen Bindegewebe konnte ich unter diesen Umständen keinerlei Veränderungen constatiren.

Nach 48 Stunden traf ich im Wesentlichen dasselbe Bild an; nur war die Zahl der karyokinetischen Figuren noch eine bedeutendere. Von besonderem Interesse ist das gleichzeizige Auftreten solcher Figuren im Epithel der Epiglottis, die unter normalen Verhältnissen ebenso wie die wahren Stimmbänder nur eine sehr geringe Zahl derselben aufzuweisen hat. Offenbar scheint die in ihrer Nachbarschaft gesetzte Reizung — Incision des Schildknorpels und Reiben der wahren Stimmbänder — sich an ihr wiederzuspiegeln.

Auch 72 Stunden nach der Operation war das Bild im Wesentlichen dasselbe, doch fanden sich Alterationen auch in dem tiefer liegenden Gewebe, die namentlich bei Application von chemischen Reizen besonders scharf zu Tage treten und, um Wiederholungen zu vermeiden, weiter unten ihre Beschreibung finden werden.

Nach Application von chemischen Reizen auf die wahren Stimmbänder (Bepinselung mit Silbernitratlösung) zeigte das mikroskopische Bild sehr scharf ausgeprägte und veränderte Erscheinungen. Eine grosse Menge des oberflächlichen Epithels war abgestossen, an seine Stelle traten die aus ihrer regelmässigen Lage gerückten runden Epithelzellen — die sich offenbar auch abstiessen — und verliehen der Oberfläche des Stimmbandes eine unebene Beschaffenheit. Alle Epithelzellen erschienen vergrössert, etwas getrübt mit mehr verwischten Conturen als unter normalen Bedingungen — kurz, es präsentirten sich uns alle Erscheinungen der Entzündung, des Catarrhes.

Schon bei schwachen Vergrösserungen fiel mir die grosse Zahl der karyokinetischen Figuren nicht nur in dem Epithel, sondern auch in dem subepithelialen Gewebe auf. Die Figuren zeigten sich in der Form von sternförmigen, netzförmigen, stäbchenförmigen und halbmondförmigen, dunklen, tingirten Gebilden. Die Cylinderzellen der tiefsten Epithelschicht erschienen — wahrscheinlich in Folge der gesteigerten Zellentheilung, wobei jede einzelne Zelle nicht die Zeit fand bis zu ihrer normalen Grösse heranzuwachsen — weniger in die Länge gezogen, kleiner, niedriger und näherten sich mehr der runden Form. Namentlich in der tiefen, aber auch in der mittleren, wie in der oberflächlichsten Schicht fanden sich viele, mit karyokinetischen Figuren versehene Zellen vor. Die Karyokinese erschien unter allen den beschriebenen Formen. In der subepithelialen Schicht bemerkte man in den fixen Bindegewebskörperchen gleichfalls die Erscheinungen der Karyokinese. Die Kerne der spindelförmigen Zellen waren deutlich körnig und mit einem scharf ausgeprägten Netzwerk durchzogen; das ganze Gesichtsfeld war ausserdem mit vielen den lymphoiden Körpern ähnlichen Rundzellen wie besäet. Die Rundzellen, über deren Natur man ihrer Aehnlichkeit mit den Lymphzellen wegen nur Vermuthungen haben kann, zeigten gleichfalls deutlich die Erscheinungen der Karyokinese.

Besonders scharf ausgeprägt waren alle diese Erscheinungen 48—72 Stunden nach der Operation und der Reizung.

Die volle Rückkehr des Gewebes zur Norm habe ich bei meinen Versuchen nicht genauer constatirt, da es mir wesentlich darauf ankam, mich von dem Vorhandensein regeneratorischer Processe am Stimmbandepithel zu überzeugen. Das Ergebniss meiner Beobachtungen dürfte sich kurz in folgender Weise formuliren lassen:

1. Unter normalen Verhältnissen regenerirt sich das Epithel der wahren Stimmbänder durch Theilung seiner Zellen, namentlich der der tiefsten Schicht und zwar auf dem Wege der Karyokinese; wenn die letztere unter diesen Verhältnissen nur in sehr geringer Anzahl zur Beobachtung gelangt, so weist dieses darauf hin, dass der Regenerationsprocess des Epithels in der Norm nur ein langsemer ist.

2. Reizungen und künstlich hervorgerufene Entzündungen der Stimmbänder sind von ausserordentlich stark ausgesprochenen Erscheinungen der Karyokinese begleitet. Diese Erscheinungen spielen sich nicht nur an den unmittelbar gereizten Stellen, sondern auch in den tiefer gelegenen Geweben, ja selbst in den angrenzenden, von dem Reize nicht direct getroffenen Partien ab (Epiglottis).

(Aus dem anatomischen Institute zu Strassburg, Els.).

Untersuchungen über Entwickelung und Regeneration der Sehnen.

Von

Dr. **A. Beltzow** (St. Petersburg).

Hierzu Tafel XXVII B.

I.

Ungeachtet einer Reihe von werthvollen Arbeiten über die Entwickelung und den Wiederersatz des Sehnengewebes stehen wir in diesem Capitel der Histiogenese noch vielen ungelösten

Fragen gegenüber. Ich berücksichtige im Verlaufe der nachstehend mitgetheilten Untersuchungen hauptsächlich folgende Puncte:

1. Woher stammen die Sehnenfibrillen? Direct aus den Zellen, oder aus der vorher angelegten Grundsubstanz?

2. Betheiligen sich bei der Regeneration der Sehnen auch die Sehnenzellen?

3. Betheiligen sich bei der Regeneration auch die alten Sehnenfibrillen? Verwachsen sie etwa mit einander, oder mit den neugebildeten Sehnenfibrillen?

4. Ist das neugebildete Gewebe bei einer Sehnenregeneration völlig gleich dem typischen Sehnengewebe oder trägt es den Character eines Narbengewebes?

Den Gang, den ich bei der Untersuchung einschlug, war folgender: An Fröschen, Kaninchen und Meerschweinchen wurde die Achillessehne bald der Länge oder der Quere nach nur incidirt bald vollkommen quer durchschnitten und nun von Tag zu Tag, bis zu 5 Monaten nach der Operation inclusive, die betreffende Sehne, sowohl makro- als mikroskopisch, untersucht. Ferner wurde das normale Sehnengewebe, von seinen frühesten embryonalen Stadien an bis zu seiner völligen Entwickelung bei dem ausgewachsenen Thier, sowohl auf mikroskopischen Schnitten als auch in Zerzupfungspräparaten untersucht[1]).

Ueberblicken wir kurz die vorliegenden Angaben über den Regenerationsvorgang des Sehnengewebes, so finden wir in erster Linie bei Volkmann[2]), Billroth[3]), Dembowsky[4]), G. Güter-

1) Die Präparate für die mikroskop. Untersuchung wurden in folgender Weise behandelt: das frisch dem Thiere excidirte Sehnenstück wurde auf 2–3 Wochen in Müller'sche Flüssigkeit gebracht, nach genügendem Auswaschen mit Wasser in Alkohol gelegt, darauf in Hämatoxylin oder Grenacher's Alauncarminlösung gefärbt. Mit Wasser ausgewaschen kam es wiederum auf 2—3 Stunden in schwachen, hierauf ebensolange in absoluten Alkohol, worauf es in eine Mischung von Spermacet und Ol. Ricini (120 : 30) eingebettet wurde. Die mit dem Mikrotome angefertigten Schnitte wurden in ol. thereb. oder caryoph. aufgehellt und in Glycerin oder Canadabalsam betrachtet.

In einzelnen Fällen wurden auch die vollkommen frischen Sehnenstücke in Gummi arabicum eingebettet und in Hollundermark geschnitten.

2) Pitha und Billroth, Deutsche Chirurgie (Tenotomie). 1873.

3) Allgemeine chirurg. Path. u. Therap. p. 739—745. Berlin 1882.

4) Ueber den physiol. Heilungsprocess nach subcut. Tenotomie der Achillessehne. Dissertation, Königsberg 1868.

bock[1]) und Anderen die Ansicht, dass bei der Wiedervereinigung nach Durchschneidung der Sehnen der Character der Sehnenscheide einen entscheidenden Einfluss besitze. Sie halten das Sehnengewebe nur in einem geringen Grade für reactionsfähig. Es trete in den meisten Fällen nach Durchschneidung der Sehne eine Wiedervereinigung ein, wenn die Sehnenscheide aus lockerem Bindegewebe bestehe, d. h. aus einem Gewebe, das sehr reich an Zellen ist und eine grosse Reactionsfähigkeit besitzt. Dagegen komme eine Vereinigung der von einer Synovialscheide umhüllten Sehne nur selten zur Beobachtung. Diese verschiedenen Ausgänge nach Verwundung eines histologisch gleichartigen Gewebes erkläre sich eben dadurch, dass in dem einen Falle das nur wenig reagirende Sehnengewebe von einem äusserst reactionsfähigen Zellengewebe umgeben sei, während in dem anderen Falle dieser günstige Umstand fehle. Nach der Ansicht von Pirogoff[2]) soll auf die Regeneration der Sehne die grössere oder kleinere Menge des bei der Verwundung ausgetretenen Blutes einen entscheidenden Einfluss haben, denn es wirke entzündungserregend auf das umliegende Gewebe. Ist das Blutextravasat unbedeutend, so sei eine Regeneration der Sehne kaum zu sehen und finde ihren Ausdruck nur in einzelnen feinen neugebildeten Bindegewebsbündeln.

Die Frage über die Reactionsfähigkeit der Sehne selbst Reizen gegenüber hat seit der Zeit, als uns Ranvier und Boll die wahre Form der Sehnenzellen kennen gelehrt haben, einen bedeutenden Fortschritt erfahren. Paul Güterbock[3]) führte durch die Sehnen erwachsener Ratten, Kaninchen und Meerschweinchen Fäden hindurch und untersuchte sie 2—24 Stunden nach der Operation, indem er von den ausgeschnittenen und in eine Masse von Wachs und Oel eingebetteten Sehnenstücken Schnitte anfertigte und sie mit Goldchlorid, Essigsäure und Alkohol behandelte. Er fand, dass nach 5—7 Stunden die Zellen sich stark aufblähten und an ihrer Oberfläche Ausbuchtungen und Vertiefungen zu Tage traten, so dass sie die Form einer Brombeere angenommen hatten. Die Aufblähung der Zellen kommt unter Mitwirkung ihrer Kerne zu Statten,

1) Ueber die feineren Vorgänge bei der Heilung per primam an der Sehne. Virchow's Arch. Bd. 56.

2) Ueber die Durchschneidung der Achillessehne. Dorpat 1840.

3) Wiener med. Jahrbücher. 1871. S. 22—29. Untersuchungen über Sehnenentzündung.

da er bei starken Vergrösserungen eine Verdoppelung und Verdreifachung der letzteren constatirte, wobei das Protoplasma eine körnige Beschaffenheit annahm. Auf Grund dieser Befunde kommt Güterbock zu dem Schlusse, dass bei der Entzündung die Sehnenzellen an dem Proliferationsprocesse sich in beträchtlichem Maasse activ betheiligen, was jedoch, nach seiner Meinung, den wichtigen Antheil, den hierbei das lockere zwischen den Sehnenbündeln sich befindende Zellgewebe spielt, durchaus nicht ausschliesst. Doch erkennt er an, dass es schwierig sei die verschiedenen Factoren des Proliferationsprocesses aus einander zu halten.

A. Spina[1]) ist fast zu denselben Resultaten, wie Güterbock, gelangt, doch sind nach seiner Meinung die Sehnenzellen nicht nur im Stande zu poliferiren, sondern sie können sich auch zu Eiterzellen umwandeln.

V. Feltz[2]) hat ähnliche Experimente wie Güterbock angestellt, indem er 2—3 Eisendrähte in einer Entfernung von 5—6 mm von einander durch die Flexorensehnen des Beines von Fröschen und durch die Schwanzsehnen von Mäusen durchzog. Nach 24 und mehr Stunden fand er folgendes: Die Zellen waren in ihrem Umfange vergrössert, das Protoplasma derselben körniger und trüber als im normalen Zustande; weiterhin flossen die Zellen zusammen und bildeten unförmliche Massen zwischen den Sehnenfasern; dann trat eine Vermehrung der Kerne auf, die in einigen Stunden den Protoplasmaleib der Zellen ganz anfüllten, wodurch der Umfang der Zelle noch mehr wuchs; zu einem gewissen Zeitpuncte sind die Sehnenfasern völlig von neugebildeten Kernen umgeben, die die einzelnen Sehnenfasern gleichsam wie eine isolirende Scheide einhüllen. Diesen letzteren Befund erklärt er entweder dadurch entstanden, dass die Zellen geplatzt und ihre Kerne zwischen die Fasern ausgetreten seien, oder dadurch, dass die Zellenfortsätze an den Veränderungen sich gleichfalls betheiligen. Das weitere Schicksal dieser Kerne ist verschieden. Sie können das Centrum der spindelförmigen das Narbengewebe aufbauenden Zellen werden, wobei der Verfasser bemerkt, dass sich die Sehne mehr auf eigene Kosten als auf die der Scheide regenerire, oder aber sie können

1) Ueber das Vorkommen neugebildeter Formelemente in entzündeten Sehnen. Wien. med. Jahrb. 1876. Heft 3.

2) Journ. de l'Anatom. et Phys. norm. et path. de l'homme et des animaux. 1878. p. 404—413.

einer fettigen Degeneration unterliegen oder sich in Eiterzellen umwandeln. In dem letzteren Falle gehen auch die Fasern stets zu Grunde.

Günsburg[1]) führte gleichfalls Fäden durch die Sehnen hindurch, und kam zu folgenden Resultaten: Die ersten nach dem Reize auftretenden Erscheinungen haben einen entschieden degenerativen Character, da die Kerne der Sehnenzellen schwinden und ihre Substanz mit dem Protoplasma in eine körnige Masse zusammenfliesst, die zuweilen in einzelne Körner zerfällt, aus denen sich oft runde oder ovale hyaline Körper bilden. Wenn der Reiz lange Zeit einwirkt, so zerfällt in einer ähnlichen Weise auch die faserige Grundsubstanz. Nach Sistirung des Reizes bildet sich an der Peripherie der degenerativen Zone eine starke Proliferation der Sehnenzellen, sie theilen sich, nehmen die verschiedenartigsten Formen an, schicken Fortsätze aus, welche die degenerative Zone durchziehen und auf diese Weise das zerfallene Gewebe ersetzen. Das Protoplasma und die Fortsätze der Zellen zerfallen in Bündel und bilden die faserige Grundsubstanz. Das die Sehnenfasern umgebende Zellengewebe nimmt an der Verwundungsstelle an der Regeneration der Sehnen gleichfalls Theil.

Die Ergebnisse der angeführten Untersuchungen lassen sich kurz dahin zusammenfassen, dass die in dem gereizten Sehnengewebe auftretenden Veränderungen einerseits in einer Degeneration, andererseits in einer verstärkten Proliferation der Sehnenzellen ihren Ausdruck finden. Bei stärkeren Reizen verfallen auch die Sehnenfasern einer Degeneration. Die Sehne regenerirt sich auf Kosten der Fasern, die aus den neugebildeten Zellen sich bilden.

Die Ergebnisse meiner eigenen Untersuchungen werde ich, der Uebersichtlichkeit wegen, in folgender Ordnung vorlegen:

Zunächst schildere ich das makroskopische Bild und die bei schwacher Vergrösserung constatirten Veränderungen an den Quer- und Längsschnitten der Sehnen, welche in verschiedenen Zeiträumen nach der Operation zur Beobachtung kamen; darauf lasse ich die feineren Veränderungen in den Zellen und Fribrillen folgen und werde endlich alle aus dem Eingriff an der Sehne resultirenden Veränderungen in ein Bild zusammenzufassen suchen.

Die Achillessehne des **Frosches**[2]) ist ein ziemlich langer,

1) Ueb. d. Verh. d. Sehnenz. b. d. Entz. Virch. Arch. 1882. p. 263 u. ff.

2) Bei der anatomischen Beschreibung wird der Frosch in einer horizontalen Lage gedacht.

leicht abgeplatteter weisser Strang, der von oben oder hinten und den Seiten her von einer lockeren, membranösen, ziemlich dünnen, nur in loser Verbindung mit der Sehne stehenden Scheide umgeben ist. Nach unten (oder vorne) liegt eine relativ mächtige Lage einer weicheren zellenreicheren und saftreichen Substanz, welche sich zum Fusse hin wie ein Sesamknorpel verdickt und dort auch Ossification zeigt; es ist dieses die unter dem Namen des „Achillessehnenknorpels" bekannte Bildung.

48 Stunden nach der Operation[1]) fand ich folgendes Bild: Bei den incidirten Sehnen fand sich in der klaffenden linearen Wunde ein Blutgerinnsel; bei durchschnittener Sehne zeigten sich die Sehnenenden um $^{1}/_{2}$—1 cm. von einander entfernt und so gegen einander verschoben, dass das obere auf die eine, das untere Ende auf die andere Seite abwich; der zwischen ihnen entstandene Raum war mit Blutgerinnseln erfüllt. Die sichtbaren Gefässe der umliegenden Scheide waren injicirt, die Sehne selbst bei Betrachtung mit dem blossen Auge unverändert. Bei schwacher Vergrösserung fand ich die Ränder der incidirten Sehnen-Stelle leicht klaffend, ein unregelmässiges Dreieck bildend und zickzackförmig conturirt. Ist das Extravasat gross, so dringt es auch in das Sehnengewebe selbst hinein. Die Zellen des letzteren erscheinen vermehrt, sind in Zügen angeordnet und reichen in manchen Fällen bis hart an den Wundrand. In der Sehnenscheide sind keinerlei Veränderungen wahzunehmen.

An den folgenden Tagen konnte ich makroskopisch an der Sehnenwunde keinerlei besondere Befunde notiren; das Blutgerinnsel begann vom 4. Tage an sich zu entfärben, die Injection des umliegenden Zellengewebes erschien bedeutender; gleichzeitig zeigte sich auch eine unbedeutende Injection an den Enden der durchschnittenen Sehne.

Mikroskopisch findet man am 4. Tage die Sehnenzellen in der Nähe der Wundränder bedeutend vermehrt, auch haben sie an Grösse zugenommen, sind in parallelverlaufenden Zügen angeordnet und ziehen sich gegen die Wunde hin lang aus[2]).

---

1) Die Operation wurde in der Weise ausgeführt, dass die verschobene Haut auf der Sehne in der Längsrichtnng gespalten wurde, worauf diese auf der einen Extremität in der Längsrichtung incidirt, auf der anderen ganz durchschnitten wurde. War das geschehen, so zog sich die Haut an ihre ursprüngliche Stelle zurück, so dass die Sehnenwunde von unverletzter Haut bedeckt war. Klaffte der Hautschnitt stark, so wurden Seitensuturen angelegt.

2) In diesem Zeitraume hatte ich einige Mal Gelegenheit, eine Ne-

Am 7. Tage ist das Blutgerinnsel beinahe gänzlich entfärbt und zum Theil geschwunden. Mikroskopisch constatirt man eine noch bedeutendere Zellenvermehrung, wobei einzelne Zellen deutlich in das Lumen der Wunde hineinragen. Das Fibringerinnsel findet sich nur noch stellenweise. Die zellige Scheide der Sehne ist verdickt, ihre Blutgefässe sind erweitert, ihre Zellen sind vermehrt und einige von ihnen reichen bis in die Wunde hinein. Zu gleicher Zeit beobachtete ich öfters, dass die vermehrten und vergrösserten Zellen der Sehnenscheide an der Oberfläche der Wunde eine vollständige Decke bildeten, obgleich der Defect selbst noch nicht völlig mit Zellen ausgefüllt war.

An den durchschnittenen Sehnen selbst konnte ich absolut keine Veränderungen constatiren.

Nach zwei Wochen sind die Wundränder an der incidirten Sehne durch eine gallertartige, schwach röthlich gefärbte Masse fest verlöthet.

Unter dem Mikroskop sah man in der Nähe der Wundränder die Zahl der Sehnenzellen beträchtlich vermehrt. Einige von ihnen zeichneten sich durch ihre Grösse und deutlich grobkörnige Beschaffenheit vor den übrigen aus. Sie erwiesen sich lang ausgezogen, ragten aus der Sehne in das Lumen der Wunde hinein und sammelten sich an deren Rändern in Haufen an. Längs der, namentlich auf Kosten der Zellenelemente bedeutend verdickten zelligen Scheide verlaufen erweiterte Blutgefässe.

Gegen das Ende der 3. Woche ist die ganze Sehnenwunde mit dicht nebeneinander gelagerten Zellen erfüllt, zwischen denen hin und wieder Haufen von Blutkörperchen sich befanden, welche noch von der stattgefundenen Blutextravasation herrühren und allmählich der regressiven Metamorphose verfallen. Sehr deutlich lässt es sich verfolgen, wie lange, spindelförmige, mit körnigem Protoplasma versehene Zellen, die in dem Sehnengewebe in parallelen Zügen angeordnet verlaufen, aus derselben heraus in das Lumen der Wunde hineinragen. Diese neugebildeten Zellen gehen ohne scharfe Grenze in die an Zahl vermehrten Zellenelemente der verdickten Sehnenscheide über, die ihrerseits gleichfalls in den Wundraum hineinragen.

---

krose an den Sehnenwundrändern zu beobachten. Sie erstreckte sich nur auf eine kleine Ausdehnung und gab sich durch einen weisslichen, am Wundrande verlaufenden Streifen, in dem jegliche Zellenelemente fehlten, kund.

In den folgenden Wochen bleibt das makroskopische Bild im Wesentlichen dasselbe; nur geht die schwachröthliche Farbe der Verlöthungsstelle in eine graue matte glanzlose und schliesslich in eine weisse über und ist trotz vollständiger Verwachsung selbst nach 4 Monaten noch deutlich zu sehen.

Fünf Wochen nach der Incision der Sehne des Frosches findet man mikroskopisch Folgendes: Die Zellen in der Sehnenwunde sind auseinander gerückt und zwischen dieselben ist eine weisse faserige interstitielle Substanz getreten, wodurch sie an Zahl scheinbar abgenommen haben. Sie sind in dem Sehnengewebe an den Wundrändern in der Weise gelagert, dass sie seine unmittelbare Fortsetzung zu bilden scheinen; während sie in dem Innern des Wundgewebes (Ersatzgewebes) ohne regelmässige Anordnung in den verschiedensten Richtungen liegen.

Gegen das Ende des dritten Monates hat die Zahl der Zellen noch mehr abgenommen, während das interstitielle Gewebe an Umfang zugenommen und einen deutlich faserigen Character angenommen hat. Zu dieser Zeit besteht die Verlöthung aus einem Gewebe, welches dem gewöhnlichen Sehnengewebe im Wesentlichen durchaus gleicht und sich von dem letzteren nur durch die relativ grössere Zahl zelliger Elemente, ihre unregelmässige Lagerung und durch eine geringere Schlängelung der Fasern des interstitiellen Gewebes unterscheidet. (Bekanntlich zeigen die Fibrillen des normalen Sehnengewebes im nicht gespannten Zustande einen ungemein characteristischen regelmässigen fein wellenförmigen Verlauf; dieser fehlt den neugebildeten Fibrillen.) In einer noch mehr vorgerückten Zeit, 4—5 Monate nach der Operation, beginnen die zelligen Elemente der Verbindungszelle kleiner zu werden, obgleich an der Stelle der früheren Wundränder immer noch die Zellen an Zahl und Grösse die normalen Abschnitte des Sehnengewebes auffällig übertreffen. Die interstitielle faserige Substanz der Verbindungsstelle aber ist immer noch mehr durchscheinend, als das faserige Gewebe der normalen Sehne, und leicht blassröthlich und desshalb bei aufmerksamer Beobachtung stets neben dem umliegenden normalen Sehnengewebe zu erkennen.

Nach völliger Durchschneidung der Sehne ist das Bild ein wenig anders. Gleich nach der Operation retrahiren sich die Enden auf $1/2$—1 cm. und der gebildete freie Raum wird vom Blutextravasat und von dem Gewebe der sich einschiebenden

Sehnenscheide erfüllt. In den Sehnenenden treten dieselben histologischen Veränderungen auf, wie nach der Incision, doch gesellt sich eine Entwickelung von Granulationsgewebe seitens des benachbarten Bindegewebes hinzu, welches schliesslich die erste Vereinigung der von einander weit abstehenden Sehnenenden besorgt. Diese Verlöthungsstelle fühlt sich nach 4—5 Monaten derb an, hat einen matten Glanz und erinnert, ihrer Form und ihren Beziehungen zu den Sehnenenden nach, an einen Knochencallus. Unter dem Mikroskope findet man, dass sie aus jungen, gefässhaltigem Bindegewebe besteht. Ihre Zellen sind in zwei verschiedenen Richtungen gelagert. In dem oberen Theile der Verbindungsstelle stimmt die Richtung der Zellen mit der der normalen Sehnenzellen überein und hat es den Anschein, als kämen sie aus dem einen Sehnenende hervor, um durch die ganze Länge der Verbindungsstelle hindurch zu dem anderen Ende zu gehen. In dem unteren Theile dagegen sind sie von unten nach oben gerichtet und gehen ohne merkliche Grenze in die Zellen des unterliegenden eigenthümlichen vorhin erwähnten Zellgewebes über. Es sind demnach diese Zellen fast unter einem rechten Winkel zu den früheren gelagert. Der frühere Schnittrand der Sehne schimmert in diesem Theile deutlich durch. Solch eine Anordnung der Zellen scheint mit einiger Bestimmtheit darauf hinzuweisen, dass an der Bildung des peripheren Theiles des Vereinigungsgewebes die Sehnenzellen sich mehr, als an dem centralen Theile betheiligen; dieser Theil bildet sich beim Frosche beinahe ausschliesslich auf Kosten des darunter liegenden Zellengewebes.

Bei Betrachtung der Präparate mit starker Vergrösserung (Hartnack 2/7) überzeugte ich mich, dass die Vermehrung der Sehnenzellen auf dem Wege der Karyokinese vor sich ging.

Auf mikroskopischen, gut gefärbten Schnitten von der Achillessehne des Frosches beobachtete ich sowohl das Anfangsstadium der Karyokinese, als auch die knäuel- und bisquitförmigen Figuren. Die letztere Form ist, wie bekannt, von Flemming[1]) in den kernhaltigen Blutkörperchen des Menschen bei Leukämie gefunden worden. Ebensolche karyokinetische Figuren fand ich auch in dem eigenthümlichen sesamknorpelförmigen Gewebe, das sich beim

---

1) Beitrag zur Kenntniss der Zelle und ihrer Lebenserscheinungen. Dieses Archiv XX, 1882.

Frosche unter der Achillessehne befindet, und zwar nur in dem Theile desselben, der der Verwundungsstelle der Sehne entsprach, während ich in den weiter gelegenen Theilen nichts derartiges finden konnte. Zum Vergleich machte ich auch Einschnitte an der Cornea des Frosches und untersuchte dieselbe nach 1—7 Tagen, nachdem sie vorher mit Alkohol und Grenacher's Carmin behandelt worden war. Auch hier fand ich das Anfangsstadium der Karyokinese in den fixen Hornhautkörperchen. — Aehnliche Untersuchungen an der Hornhaut hat auch Hänsel[1]) angestellt. Er fand eine Vermehrung des Protoplasmas in den Hornhautzellen, ein Auftreten von neuen Kernen in derselben, die theils durch Theilung der alten, theils neu sich bildeten. Doch hat er eine Karyokinese in den Hornhautkörperchen nicht finden können. Besondere Sorgfalt verwendete ich darauf zu constatiren, dass die karyokinetischen Figuren in der That auch den fixen specifischen Sehnenzellen bezw. Hornhautzellen angehörten, um dem Einwande zu begegnen, als ob es sich etwa um Leucocyten (Wanderzellen) gehandelt hätte. Abgesehen davon, dass Karyokinese meines Wissens bis jetzt an Leucocyten noch nicht beobachtet wurde, lassen sich gerade die fixen Sehnenzellen und fixen Cornealzellen so leicht an ihrer characteristischen Form und Lagerung erkennen, dass eine Verwechslung mit anderen Gebilden nicht wohl vorkommen kann. Demnach muss ich das Vorkommen von Zelltheilungsprocessen, i. e. Zellenneubildungsprocessen an den fixen Sehnenzellen und Hornhautzellen nach Application von Reizen resp. bei der Regeneration als gesichert ansehen.

Aus den geschilderten histologischen Verhältnissen ist es ersichtlich, dass bei Fröschen die Sehne selbst und zwar vermöge ihrer Zellen an der Verwachsung der incidirten und durchschnittenen Sehnenenden nach Verwundungen einen lebhaften Antheil nimmt. Darauf weist sowohl die bedeutende Vermehrung der Sehnenzellen in der Umgebung der Wunde, als auch das deutlich wahrnehmbare Hineinwachsen der Zellen in das Lumen der Wunde hin. **Die faserige Grundsubstanz selbst hingegen nimmt an dem Vereinigungsprocesse absolut nicht Theil.** In dem sogenannten Knorpelgewebe so wie in der oberflächlichen eigentlichen Sehnenscheide entwickelt sich indessen ebenfalls eine entzündliche

1) Arch. f. Ophthalm. Bd. XXVII.

Granulationsbildung, die zu einer massenhaften Zellenneubildung führt. Diese Zellen betheiligen sich offenbar auch bei der Organisation der Verlöthungsstelle. Diese Betheiligung der genannten Gewebe an dem Vereinigungsprocesse tritt besonders deutlich nach dem Durchschnitte der Sehne zu Tage; nach Incision derselben spielt sie nur eine untergeordnete Rolle.

Sehr gut lassen sich auch alle diese Proliferationserscheinungen an Sehnen constatiren, welche der Länge nach incidirt waren.

Ich gehe nun zu den Versuchen an **Kaninchen** und **Meerschweinchen** über. Wie bei den Fröschen, so wurde auch bei diesen Thieren an der einen Extremität nur eine Incision, an der anderen eine vollkommene Durchschneidung der Achillessehne ausgeführt[1]). Die Durchschneidung der Sehne geschah in der Regel in der Mitte zwischen dem Tuberculum calcanei und der Uebergangsstelle der Sehne in den Muskel.

Die operirten Thiere wurden darauf in verschiedenen Zeiträumen, vom zweiten Tage an bis zu 5 Monaten, nach der Operation getödtet und ihre Sehnen einer makro- und mikroskopischen Untersuchung unterworfen.

Die durchschnittene Sehne retrahirte sich gleich nach der Operation, wie zu erwarten war, auf $1^1/_2$—3 cm, während an der indicirten ein Auseinanderweichen der einzelnen Sehnenbündel nur auf 1—5 mm stattfand. Der Grad des Auseinanderweichens der Sehnenwundränder steht in geradem Verhältnisse zu der Tiefe der Incision. Je tiefer die Incision, um so stärker klafft die Wunde. In Folge des Auseinanderweichens der Enden entsteht ein Raum, der durch Blutgerinnsel und das sich einschiebende Gewebe der Sehnenscheide ausgefüllt wird.

48 Stunden nach der Operation erschienen die Gefässe der Sehnenscheide in der Nähe der Operationsstelle injicirt; sie selbst etwas aufgelockert, verdickt und von röthlicher Farbe; die Sehnenwunde von einem mehr oder minder grösseren Blutextravasate er-

---

1) Nachdem die Haare abrasirt und die Haut seitlich verschoben war, wurde ein Längsschnitt durch dieselbe direkt über der Sehne angelegt; an der nun zu Tage tretenden Sehne wurde in derselben Weise die Scheide durchtrennt und nun die erstere entweder nur incidirt oder durchschnitten. Die Wundränder vereinigte ich darauf mit Heftpflaster. Alle Operationen, gegen 60 an der Zahl, an 30 Thieren, verliefen ohne besondere Complicationen, wobei die Hautwunde in der Regel per primam intentionem am 6—7. Tage verheilte.

füllt. An den folgenden Tagen war die Gefässinjection noch bedeutender und die Sehnenscheide beträchtlich verdickt. Zu gleicher Zeit verkleinerte sich der zwischen den retrahirten Sehnenenden entstandene Raum durch Bildung eines Infiltrates der angrenzenden Sehnenscheide. In einigen Fällen beschränkte sich das Infiltrat nicht nur auf die Sehnenscheide, sondern verbreitete sich auch auf das umliegende Zellgewebe, so dass Alles das Aussehen einer gleichförmigen Masse darbot.

Alle erwähnten Erscheinungen waren selbstverständlich auf der Seite der Sehnendurchschneidung stärker, als auf der anderen ausgesprochen.

Am 7.—8. Tage waren die Entzündungserscheinungen beinahe ganz geschwunden und die Sehne zeigte folgendes Verhalten: Ein Zwischenraum zwischen den durchschnittenen Sehnenenden war nicht mehr aufzufinden; er war vollkommen durch das stark infiltrirte und verdickte Sehnenscheidengewebe erfüllt, welches die beiden Enden der Sehne verband. Durch die äusseren Decken hindurch konnte man leicht eine spindelförmige Anschwellung längs der Sehne durchfühlen, welche auf der Seite der durchschnittenen Sehne bedeutender war, als auf der Seite der Incision. Auf dem Längsdurchschnitte konnte man sich überzeugen, dass diese Anschwellung die neugebildete, beide retrahirten Sehnenenden vereinigende Verbindung darstellte. Sie hatte auf dem Durchschnitte eine röthliche Farbe, eine ziemlich weiche Consistenz und war mit der Sehnenscheide fest verbunden. Mit dem blossen Auge betrachtet, erschien sie von den verdickten und indurirten Sehnenenden ziemlich scharf abgegrenzt.

Nach zwei Wochen nahmen diese Anschwellungen an den Sehnen an Umfang ab und hatten auf dem Schnitte ein mehr durchscheinendes hellgrauröthliches Aussehen als früher.

Nach 21 Tagen hatte die nur incidirte Sehne ihre vollkommen normale Form und Dicke wieder erlangt; die durchschnittene Sehne dagegen war immer noch in der Länge eines Centimeters verdickt. Auf dem Durchschnitte zeigte die Verlöthungsstelle eine weniger glänzende Beschaffenheit als das Gewebe der beiden verdickten Sehnenenden. In Folge dessen traten die Grenzen der durchschnittenen Sehnenenden als zickzackförmige Ränder zu Tage, in deren Vertiefungen das neugebildete Gewebe hineindrang und sich sowohl unter als auch über die Sehne ausbreitete. Die Sehnen-

scheide war verdickt und mit der Verlöthungsstelle so fest vereinigt, dass beim Abtrennen Stücke der letzteren sich mit ablösten. Man erhielt demnach bei makroskopischer Betrachtung des Durchschnittes der Verlöthungsstelle den Eindruck, als sei die Sehne in eine Masse eingebettet, durch welche die durchschnittenen Sehnenenden durchschimmerten.

Im weiteren Verlauf nahm die Dicke der Verbindungsstelle immer mehr und mehr ab, so dass sie gegen Ende der 5. Woche sogar dünner als die Sehne selbst ober- und unterhalb der Durchschnittsstelle erschien; die nur incidirte Sehne dagegen hatte einen völlig normalen Umfang. Die früher auf dem Durchschnitte scharf hervortretende Grenze zwischen dem neugebildeten Gewebe und dem restirenden Sehnengewebe schwand und erlangte das erstere allmählich den der Sehne eigenthümlichen Glanz. Auch die Verdickungen der Sehnenenden an den ehemaligen Schnitträndern verloren sich. Die Sehnenscheide über dem neugebildeten Sehnenstück wurde dünner und beweglicher, die Durchschnittsstelle rückte nach oben näher zum Muskelbauche.

Nach 5 Monaten, vom Operationstage an gerechnet, zeigten die Sehnen folgendes Bild: An der discidirten Sehne sah man einen langen, fast ganz wie eine Sehne aussehenden Strang verlaufen, der jedoch dünner war als die alte Sehne über und unter ihm; dieser Strang lag näher zur Muskelsubstanz, als früher, ja sogar in ihrer unmittelbaren Nachbarschaft. Auf der Seite der incidirten Sehne hatte die Verlöthungsstelle eine immer noch weissliche Farbe, die Sehne aber selbst in ihrer ganzen Länge eine gleichmässige Dicke; die Sehnenscheide erschien normal und hatte sogar eine gewisse Beweglichkeit.

Zur mikroskopischen Untersuchung eignen sich in den ersten Tagen nach der Operation nur die incidirten Sehnen, da die Schnittenden nur unbedeutend auseinanderweichen und man auf dem mikroskopischen Präparate sowohl die Wunde als auch das gesunde umliegende Gewebe bei einander hat.

An solchen Sehnen fand ich nach 48 Stunden bei 90facher Vergrösserung, dass die Incisionswunde eine unregelmässig dreieckige Gestalt hatte und von einem Blutgerinnsel, welches den Wundrändern fest adhärirte, ausgefüllt wurde.

Zuweilen sah man auch das Sehnengewebe selbst in einer beträchtlichen Ausdehnung um die Schnittstelle herum von kleinen

Extravasaten wie besäet. Die Gefässe der Sehnenscheide waren erweitert. Schon jetzt konnte man bei aufmerksamer Betrachtung der Wundränder eine gewisse Reaction seitens derselben constatiren, die sich durch die Anwesenheit einer grössern Zahl von Zellenelementen in dem zunächst anliegenden Sehnengewebe kundgab. Diese Zellen erschienen in ihrem Umfange vergrössert und verliefen, in Zügen angeordnet, gegen die Wundränder hin. Am 4. Tage waren sie noch grösser und in ihrer Zahl deutlich vermehrt. Sie lagen in langen Streifen gegen die Wunde gerichtet und ragten aus dem Sehnengewebe um die Hälfte ihrer Länge und noch mehr in das Lumen der Wunde hinein. Schon zu dieser Zeit begannen sich die Zellen um die Wundränder herum in Gruppen anzuordnen.

Zum Ende der ersten Woche war die Wunde mit Zellen ausgefüllt, die einerseits aus dem Sehnengewebe, andererseits aus der Sehnenscheide herausragten. Das faserige Grundgewebe an den Wundrändern erschien leicht zerklüftet und verhielt sich vollkommen passiv. Alle Zwischenräume der Sehnenfasern waren von den beschriebenen neugebildeten Zellen ausgefüllt.

Nach zwei Wochen sah man in der Wunde schon junges, faseriges Bindegewebe, welches die beiden Sehnenenden fest verlöthete, indem es sich beiderseits in die Spalten zwischen den angeschnittenen Bündeln der alten Sehne fortsetzte. Die Sehnenscheide war verdickt und erschien mehr faserig als im normalen Zustande. Im weiteren Verlauf nahm das neugebildete Gewebe immer deutlicher den Character eines faserigen Bindegewebes an, und konnte man in demselben deutlich Faserbündel erkennen. Solch ein Aussehen bot die Verlöthungsstelle in der Regel am Ende der 7. Woche dar und unterschied sich zu dieser Zeit von dem normalen Sehnengewebe dadurch, dass ihre Bündel sich weniger deutlich geschlängelt zeigten (s. das beim Frosch in dieser Beziehung Bemerkte), nicht so dicht neben einander lagen und im Verhältniss zu dem alten Sehnengewebe eine ausserordentlich grosse Anzahl von Zellenelementen einschlossen. Die neugebildeten Bündel ragten in die Zwischenräume der zerklüfteten alten Sehnensubstanz hinein, mit deren Bündeln sie sich nach Art zwischen einander gesteckter Finger verschränkten.

Nach Verlauf von 5 Monaten glich das neugebildete Gewebe fast vollkommen dem normalen Sehnengewebe und konnte bei oberflächlicher Betrachtung selbst unter dem Mikroskop nicht sofort

unterschieden werden. Jetzt fand man in dem neugebildeten Bindegewebe völlig entwickelte Faserbündel, die in regelmässigen, parallel ziehenden Reihen verliefen, immer jedoch noch eine grössere Zellenmenge als das normale Sehnengewebe einschlossen; auch waren die Fibrillenbündel nicht so regelmässig wellig. Die der Schnittstelle entsprechende Sehnenscheide erschien noch immer mehr faserig und leicht verdickt.

Etwas abweichende Bilder präsentiren sich bei tiefen Incisionen und bei Discisionen.

In solchen Fällen zeigte sich immer die Sehnenscheide in die Wunde hineingepresst und erschien diese theils von dem Gewebe der letzteren, theils von einem Blutextravasat erfüllt, welches oft zwischen die Faserbündel hineinragte und in der Länge der Sehne sehr verschiedenartig gelagert erschien. Diese Umstände erschwerten hier sehr eine exacte Beobachtung der Reaction seitens des Sehnengewebes. Am 4. Tage sah man eine Gefässentwickelung in der verdickten Sehnenscheide und der Wunde Platz greifen. Gegen das Ende der ersten Woche hin war die ganze Wunde mit jungen Zellen ausgefüllt, zwischen denen man in allen möglichen Richtungen Gefässe verlaufen sah. In einigen seltenen Fällen beobachtete ich auch eine Gefässentwickelung zwischen den Sehnenfasern selbst in einiger Entfernung von der Wunde; die Gefässe lagen in einer Bindegewebslücke, die an den Wandungen mit einem Endothel ausgekleidet zu sein schien. Nach Aussen von den Gefässen befanden sich runde zellige Elemente.

In dem Sehnengewebe entwickelten sich dieselben Erscheinungen, wie wir sie bei einer oberflächlichen Incision gesehen, d. h. eine beträchtliche Zellenneubildung, ein bedeutendes Grösserwerden der Zellen, eine streifenartige Anordnung derselben längs der Sehnenfaserung und Hervorragen in das Lumen der Wunde. Doch liess sich nicht mit Bestimmtheit sagen, was aus der Sehne, was aus der Sehnenscheide entstanden sei und wie viel auf Rechnung der aus den Gefässen ausgetretenen weissen Blutkörperchen zu bringen sei, da alle diese zelligen Elemente sich untereinander gemischt hatten. Als schliessliches Resultat fand man auch hier am Ende der 7. Woche eine ebensolche Verbindung, wie bei den nur oberflächlich incidirten Sehnen hergestellt, doch fanden sich hier noch Residua von Gefässen.

Auf mikroskopischen Längsschnitten von Sehnen, welche der

Länge nach incidirt wären, sieht man eine Woche nach der Operation schon bei schwacher Vergrösserung in der faserigen Grundsubstanz eine beträchtliche Zellenwucherung.

Diese Zellen sind an den Rändern der spaltförmigen Wunde in Form ziemlich breiter Streifen gelegen, neben ihnen befindet sich normales Sehnengewebe. Vergleicht man die verletzte Stelle mit den gesunden Partieen, so fällt der Unterschied in der Grösse und der Anzahl der zelligen Elemente sofort in die Augen. Während nämlich hart an den Wundrändern die Zellen in fast geschlossenen Reihen liegen, lässt sich in den entfernteren Plätzen durchaus nichts Aehnliches auffinden. Eine Gefässentwickelung ist in der Umgebung der Wunde nicht zu bemerken.

Diese Thatsachen beweisen, dass das Sehnengewebe auf applicirte Reize selbst energisch zu reagiren im Stande ist, und zwar geht diese Reaction bei Warmblütern noch intensiver als bei Kaltblütern von Statten. Auch tritt diese Reaction unter gewissen Bedingungen ganz unabhängig von entzündlicher Granulationsbildung auf.

Bei Untersuchung der in Rede stehenden Sehnenpräparate mit stärkeren Vergrösserungen ergaben sich in den Zellen, in der Nachbarschaft der Wunde, am 4. Tage nach der Operation, dieselben karyokinetischen Figuren an den Kernen der Sehnenzellen, wie ich sie vorhin beim Frosche beschrieben habe. Zur Beobachtung eignen sich auch hier besonders längs incidirte Sehnen.

Es ist zu betonen, dass die mit karyokinetischen Figuren versehenen Zellen wirklich Sehnenzellen sind, nicht etwa ausgewanderte Elemente.

An den Rändern der langen, spaltförmigen Wunde sieht man dann sehr deutlich die karyokinetischen Figuren in den Zellen. In diesem Falle beschränkt sich die Karyokinese auf ziemlich schmale Streifen des Sehnengewebes, die in unmittelbarer Nähe der Wunde gelegen sind und mit ihr parallel verlaufen. In dem von der Wunde weiter ab gelegenen Sehnengewebe findet man nur die normale Zellenzahl, ohne karyokinetische Figuren. Der Contrast ist ein sehr auffallender, um so mehr, da man das ganze Bild in einem Gesichtsfelde übersehen kann. Der ganze Process scheint sich in einigen unmittelbar der Wunde anliegenden Sehnenbündeln abzuspielen. Die Figuren sind so deutlich, dass man sie bei einiger Uebung schon bei schwachen Vergrösserungen (Hartnack $^2/_8$) sehen

kann. Der Process der Karyokinese ist bei den Warmblütern auch ein lebhafterer, als bei den Kaltblütern.

Bei der Untersuchung der Karyokinese in den Sehnenzellen stiess ich auf ähnliche Erscheinungen in den Zellen der Sehnenscheide und in dem Granulationsgewebe, das sich zwischen den durchschnittenen Sehnenenden bildet. Ferner konnte man leicht feststellen, dass die Erscheinungen der Karyokinese nur in dem Theile des Zellgewebes auftraten, der der Durchschnittstelle entsprach, während an den entfernteren Puncten desselben Gewebes nichts davon wahrzunehmen war.

Was aber das Granulationsgewebe anlangt, so fällt es schwer mit Sicherheit anzugeben, welcher Natur die Zellen sind, die die Karyokinese zeigen: ob sie der Sehnenscheide angehören, oder aus den Blutgefässen ausgewanderte Leucocyten darstellen. Aller Wahrscheinlichkeit nach waren die Zellen, in welchen karyokinetische Figuren zu sehen waren, weisse Blutkörperchen, da sie in der Nähe erweiterter Blutgefässe lagen.

Der Process der Karyokinese beginnt, soweit es mir gelungen ist denselben zu verfolgen, in dem Sehnengewebe in der Regel am 3.—4. Tage nach dem Trauma, erlangt einen hohen Entwickelungsgrad am 7. und 8. Tage und dauert länger mit sehr verschiedener Intensität fort. Wenigstens habe ich noch in dem 3 Monate alten Bindegewebe der Narbe hier und da karyokinetische Figuren beobachtet.

Ausser den Sehnen von erwachsenen Thieren untersuchte ich auch solche von Embryonen in verschiedenen Entwickelungsstadien. Bei Embryonen von Kaninchen, Schweinen und Rindern fand ich sehr oft in den Sehnen die Erscheinungen der Karyokinese, doch nicht constant und nicht bei allen in demselben Grade. Man trifft sie sowohl in Sehnen an, die fast nur aus runden, dicht an einander gelagerten Zellen bestehen, als auch an solchen, wo bereits die Zellen eine längliche Gestalt angenommen haben und sich schon Interzellularsubstanz abzulagern beginnt. Hier will ich auch einer Thatsache erwähnen, die ich an Kaninchenembryonen zu beobachten Gelegenheit fand. Während nämlich Flemming und Andere für das Auffinden der Karyokinese als nothwendige Bedingung hinstellen, dass das zu untersuchende Gewebe absolut frisch sei, d. h. spätestens $^1/_2$—2 Stunden nach dem Tode zur Untersuchung gelange, erhielt ich Präparate mit karyokinetischen Figuren von

Kaninchenembryonen, die unter meinen Augen 48 Stunden nach dem Tode gelegen hatten.

Es ist zur Auffindung der karyokinetischen Bilder der Sehnen und der Hornhaut nicht nothwendig, die Präparate nach einer einzigen Methode zu bearbeiten. Man erhält die Figuren ebenso gut bei der einfachen Erhärtung der Gewebe im Spiritus, als bei den anderen mehr oder minder complicirten Behandlungsmethoden (Ac. nitricum, Alaunlösungen etc.). Eine wesentliche Rolle spielen aber die Färbemittel, von denen mir Grenacher's Alauncarmin bessere Resultate als das Safranin gab.

Aus den mitgetheilten Befunden dürften sich folgende Schlüsse ziehen lassen:

1. Die Erscheinungen der Karyokinese sind bei Säugethieren sowohl den embryonalen als den ausgewachsenen Sehnen eigen, lassen sich jedoch an den letzteren nur nach Application von Reizen, wie Verwundungen etc., beobachten.

2. Karyokinetische Figuren finden sich unter diesen Umständen sowohl an den Sehnenzellen selbst, als auch an den Zellen des jungen Ersatzgewebes, welches die Wunde ausfüllt.

3. Die Karyokinese tritt bei Verwundungen auch an den fixen Hornhautzellen (des Kaninchens) zu Tage.

Die Zellenvermehrung, die man an den Wundrändern der Sehne sowohl bei kalt- als warmblütigen Thieren beobachtet, findet somit auf dem Wege der Karyokinese statt. Doch will ich gleich bemerken, dass hier möglicherweise die Zellenvermehrung auch auf dem Wege der einfachen Zellentheilung vor sich gehen kann, denn ich habe sowohl in der Sehne als auch an der Hornhaut des Frosches, allerdings sehr selten, Zellen mit zwei Kernen ohne Spur karyokinetischer Erscheinungen gesehen. Degenerative Veränderungen in den Sehnenzellen, wie sie von Feltz und Günsburg beschrieben wurden, habe ich bei dem von mir eingeschlagenen Verfahren nicht beobachten können, abgesehen von den wenigen erwähnten Fällen geringer Nekrose.

II.

Nachdem nunmehr die an den Zellen der operirten Sehne platzgreifenden Veränderungen studirt waren, erschien es von Interesse

zu verfolgen, woher der andere Bestandtheil des neugebildeten Ersatzgewebes, d. h. die intercellulare, faserige Grundsubstanz herstamme. Die Entstehung der Bindegewebsfasern ist, ungeachtet der mehr und mehr in neuerer Zeit bemerkbaren Uebereinstimmung in der Meinung der Autoren, noch keineswegs vollkommen aufgeklärt. Es existiren zur Zeit darüber noch dreierlei Theorien:

Nach der einen entstehen die Fasern aus der vorher gebildeten structurlosen Intercellularsubstanz, nach der anderen aus den Fortsätzen der Zellen und die dritte nimmt eine direkte Umwandlung des Zellenprotoplasma in die Faserbündel an.

Die letztere Theorie, die von Schwann[1]) im Jahre 1839 aufgestellt worden war, hat in unserer Zeit einen eifrigen Vertheidiger in Boll gefunden. Nach demselben soll das Protoplasma der Sehnenzellen schon in den allerfrühesten embryonalen Entwickelungsperioden faserige Beschaffenheit zeigen; aus diesen Protoplasmafasern entständen in der Folge die Bindegewebsfibrillen durch weiteres Wachsthum, und es soll sich aus jeder Zelle ein ganzes Bindegewebsbündel bilden. Ungeachtet der ziemlich überzeugenden Einwände, welche von Rollett und Ranvier dieser Theorie gemacht worden sind, hat sie in der jüngsten Zeit noch manche Anhänger gefunden.

Ich habe auch in dieser Richtung einige Untersuchungen angestellt an Sehnen von 3—8 cm langen Embryonen von Kaninchen und 1—3 Tage alten Früchten von Meerschweinchen. Die in einer concentrirten Hämatoxylinlösung stark gefärbten Sehnenstückchen wurden auf dem Objectträger in acid. acet. glac. zerzupft und darauf in Glycerin bei starken Vergrösserungen (Hartnack $^{2}/_{7}$) untersucht. An solchen Präparaten fand ich öfters in dem Protoplasma der grossen, mit Fortsätzen versehenen Bindegewebszellen eine deutliche faserige Structur; die Fasern verliefen durch die ganze Länge der Zelle, von dem einen Ende derselben zu dem anderen. Einzelne Fortsätze der Zellen zogen sich zu langen Fasern aus, die das ganze Gesichtsfeld einnahmen. Auch sah man mehrere Zellen unter einander durch lange Fortsätze verwachsen und in der ganzen Länge solcher verwachsener Zellen Fasern ausgebildet. Zu derselben Zeit tritt nun auch die Zwischensubstanz auf, in der

1) Mikrosk. Unters. über d. Uebereinst. d. Struct. u. d. Wachsth. d. Thiere u. d. Pflanzen. 1839. S. 135.



man schon eine faserige Structur wahrnehmen kann. Allmählich verändert sich die Form der Zellen noch mehr, ihre Zahl wird auch geringer, während die Intercellularsubstanz sich vermehrt und einen unzweifelhaft faserigen Character annimmt. Diese Metamorphose dauert auch nach der Geburt des Fötus fort, da die jungen Sehnen zellenreicher sind als die alten.

Diese Befunde sprechen offenbar zu Gunsten der Theorie Schwann's und Boll's, d. h. zu Gunsten dessen, dass die faserige Grundsubstanz der Sehne sich direkt aus dem Zellprotoplasma bildet. Doch scheint diese Umwandlung nicht in der allerfrühsten embryonalen Periode statt zu finden. Zu Gunsten der Anschauung dieser Autoren spricht auch der ganze Heilungsprocess in der Sehnenwunde, denn, wie bereits erwähnt, fand ich dieselbe in den ersten 2—3 Wochen nach der Operation mit dicht aneinander gelagerten Zellen erfüllt, zwischen denen bald darauf die faserige Grundsubstanz erscheint. Mit dem Auftreten der letzteren nimmt aber immer die Zahl und Grösse der Zellen ab, so dass man zu dem Schlusse gedrängt wird, die Ausbildung der faserigen Substanz des Bindegewebes geschehe auf Kosten des Zellprotoplasmas.

Während wir an den Zellen der Sehne nach den besprochenen Verletzungen eine Reihe von wichtigen Veränderungen auftreten sahen, die in letzter Instanz — wenn auch in gewissen Fällen wie bei grossen Defecten und heftigen Reizen, unter Concurrenz benachbarter Gewebszellen — zur Neubildung des Ersatzgewebes führen, so konnten wir niemals an den durchschnittenen Fibrillen der alten Sehne, oder an der sie verlöthenden Grundsubstanz Vorgänge bemerken, die als active Veränderungen, als progressive Processe hätten gedeutet werden können. So sahen wir keinerlei Veränderungen an den Fibrillen, keine Schwellung derselben, kein Auswachsen, keine Rückumwandlung etwa in protoplasmatische Substanz. Ebenso wenig sahen wir etwas Aehnliches an der interfibrillären Grund- oder Kittsubstanz.

Unter diesen Umständen muss man fragen, wie denn überhaupt bei der Zusammenheilung der Sehnenenden der feste Zusammenhang herauskomme? Ich habe bereits vorhin angegeben, dass das neugebildete Ersatzgewebe zwischen die interfasciculären Lücken der alten Sehnenbündel hineinwachse, so dass die alten und neuen Fascikel nach Art verschränkter Finger in einander greifen. Hierbei findet aber keine Verwachsung der einzelnen Fibrillen statt, weder

der alten untereinander noch der neuen mit den alten. Es handelt sich einfach um eine Juxtaposition der Bündel mit innigem Ineinandergreifen; die eigentliche Verlöthung muss dabei auf Rechnung der Grund- oder Kittsubstanz kommen, deren neugebildete Portionen sich unmittelbar an die vorhandenen alten anschliessen.

Wie ist nun schliesslich das neugebildete Ersatzgewebe aufzufassen? Ist es in der That ein regenerirtes Sehnengewebe, oder muss es als Narbengewebe betrachtet werden? Das Ersatzgewebe ist histologisch dem alten Sehnengewebe durchaus gleichartig, besitzt jedoch ganz andere physikalische Eigenschaften, als das normale Sehnengewebe. Das embryonal einmal gebildete physiologische Sehnengewebe bleibt bis zum Tode des Individuums unveränderlich. Das Gewebe der organisirten Verlöthungsstelle der durchschnittenen Sehnenenden dagegen verfällt einer ganzen Reihe von Metamorphosen und erhält schliesslich alle Eigenschaften des sog. Narbengewebes, d. h. eines solchen Gewebes, dem eine beständige Neigung zur Retraction innewohnt. Der Unterschied in den physikalischen Eigenschaften dieser histologisch gleichartigen Gewebe ist in der That ein sehr auffallender.

Bei Durchschneidung der Sehne am Kaninchen erhält man ein Auseinanderweichen der Enden in Folge der Muskelcontraction bis auf 2—3 cm. Schon in den ersten 10 Tagen ist dieser Zwischenraum mit jungem Bindegewebe ausgefüllt, das die beiden Enden mit einander verbindet, dessen Länge also auch 2—3 cm gleicht. Nach 5 Monaten misst dieses junge Bindegewebe nur $1^1/_2$ cm; in noch längerer Zeit verkürzt es sich noch mehr und erscheint dünner als die Sehne selbst ober- und unterhalb der Durchschneidungsstelle. Die physikalischen Eigenschaften dieser histologisch gleichartigen Gewebe sind also sehr verschieden; warum auch das letztere keineswegs mit dem normalen, physiologischen Sehnengewebe identificirt werden kann, sondern mit Recht als Narbengewebe bezeichnet werden muss, woraus aber weiter folgt, dass von einer Regeneration des Sehnengewebes im strengen Sinne des Wortes keine Rede sein kann; dieses wäre nur dann möglich, wenn dem neugebildeten Gewebe mit der histologischen Gleichartigkeit auch dieselben physikalischen Eigenschaften wie dem normalen Sehnengewebe zukämen.

Hunderte von Operationen an Menschen ausgeführt beweisen, dass zur Erlangung eines günstigen Ausganges bei der Tenotomie

nothwendiger Weise der Operation ein mechanischer Zug an der verwachsenen Sehne nachfolgen muss, denn sonst stellt sich die frühere Contractur wieder her.

Alle angeführten Facta, klinische wie experimentelle Beobachtungen, beweisen, dass nach Durchschneidung von Sehnen die Verwachsung durch ein Narbengewebe, welches aus regelmässig angeordneten, in das Sehnengewebe hineinwachsenden Bindegewebsfasern gebildet ist, erfolgt, und keine Regeneration des Sehnengewebes im strengen Sinne des Wortes zu Stande kommt.

Zu denselben Resultaten sind früher schon Volkmann, Billroth, Dembowsky, G. Güterbock und Andere gelangt, doch behaupten sie, dass das Sehnengewebe an dem Neubildungsprocesse nur einen geringen Antheil nehme und schreiben dem umliegenden Gewebe, und zwar der Sehnenscheide in specie, die Hauptrolle zu. Von der Reproductionsfähigkeit der letzteren solle es hauptsächlich abhängen, ob die durchschnittenen Sehnen zur Verwachsung kämen oder nicht.

Aus meinen Untersuchungen erhellt dagegen, dass

1) das Sehnengewebe selbst und zwar durch seine Zellen, wie es auch Feltz annimmt, an der Organisation des neugebildeten Narbengewebes einen grossen Antheil nimmt,

2) dass dieses neugebildete Narbengewebe aus regelmässig und parallel angeordneten Bindegewebsfasern und nicht aus sich durchkreuzenden Fasern, wie es Volkmann meint, besteht.

Wenn bei der Organisation der Verlöthungsstelle die Sehnenscheide sich betheiligt und sich ein förmliches Granulationsgewebe bildet, so sind dafür in solchen Fällen immer Momente vorhanden, die aber ganz zufällig mitwirken und durchaus nicht, wenigstens meinen Erfahrungen nach, eine nothwendige Bedingung für das Zustandekommen der Verwachsung bilden.

In der That wird der bei Durchschneidung der Sehne sich bildende 2—3 cm lange Zwischenraum nothwendiger und selbstverständlicher Weise durch ein Blutgerinnsel und das sich hineindrängende umliegende Bindegewebe zunächst ausgefüllt werden müssen, die hier als fremdartige Elemente einen Reiz unterhalten und wobei selbst in Folge abnormer Lage das eingedrängte Bindegewebe in einen Reizzustand geräth, der zur Granulation führen kann.

Oberflächliche Incisionen an der Sehne beweisen aber un-

zweifelhaft, dass eine Verwachsung der Wunde auch durch ausschliessliche Betheiligung der Sehnenzellen zu Stande kommen kann und sind solche Fälle geeignet, die principielle Betheiligung des Sehnengewebes selbst an dem Verwachsungsprocesse zu illustriren. Der Reiz ist hierbei ein geringer und sind die Verhältnisse derart, dass man eine Proliferation der Zellen gut beobachten und constatiren kann, wie sie aus dem Wundrande in das Lumen der Wunde hineinwuchern und sie schliesslich ganz ausfüllen. Hier findet man auch nie in der Wunde weder Zellenelemente der Sehnenscheide noch gar eine Entwickelung von Gefässen. Folglich kommt die Verwachsung per primam, und so zu sagen auf rein internem Wege zu Stande. Diese Auffassung widerspricht der von G. Güterbock, welcher selbst bei einem geringen Auseinanderweichen der Sehnenwundränder die Verwachsung ausschliesslich auf Kosten der Zellen der Sehnenscheide zu Stande kommen lässt.

Den besten Beweis dafür, dass das Sehnengewebe selbst sehr energisch reagiren kann, liefert die Durchschneidung solcher Sehnen, die in Synovialscheiden liegen. Drei bis vier Tage nach der Operation sieht man an solchen Sehnen, wie sich die Zellen durch Karyokinese vermehren, an die Wundfläche gelangen und hier eine Auflagerung bilden, die für das blosse Auge als gallertige Masse erscheint. Da das Endothel der Synovialscheide bekanntermaassen an der Verwachsung keinen Antheil nimmt, so sind die Auflagerungen an der Wundfläche der Sehne wohl einzig und allein auf Rechnung ihrer wuchernden Zellen zu bringen.

Deswegen hat das Vernähen der Sehnenenden in der operativen Chirurgie eine wissenschaftliche Basis für sich, denn durch die unmittelbare Vereinigung der durchschnittenen Sehnenenden wird die Blutextravasation und das Hineindrängen fremdartigen Gewebes zwischen dieselben vermieden und werden günstige Bedingungen für die Verwachsung geschaffen. Im vorigen Jahre hat Dr. Jeass[1]) die Vernähung einer durchschnittenen Sehne 6 Wochen nach der Verwundung an dem m. extens. digit. comm. der Hand ausgeführt. Die Sehnenenden wurden mit Catgut, die Haut wurde mit Silberdraht vereinigt. Schon nach 3 Wochen waren beinahe alle Bewegungen der Finger möglich, nach 5 Monaten konnte der Patient alle Bewegungen mit derselben Kraft, wie vor der Operation, ausführen.

1) Brit. med. Journal. Juli 1882.

Zum Schlusse dieses Artikels summire ich nochmals, der Uebersicht wegen, die Resultate meiner Untersuchungen in folgenden Sätzen:

1) Das Sehnengewebe reagirt bei kalt- wie warmblütigen Thieren nach Incision wie Discision so stark, dass bei einem nicht bedeutenden Auseinanderweichen der Enden die Verwachsung auf Kosten der wuchernden Sehnenzellen allein, ohne sichtbare Betheiligung von Gefässen, zu Stande kommen kann; bei einem bedeutenden Auseinanderweichen der Enden gesellt sich noch eine lebhafte Reaction von Seiten des umliegenden Zellgewebes hinzu und es bildet sich Granulationsgewebe.

2) Die Reactionsthätigkeit des Sehnengewebes findet ihren Ausdruck in einer bedeutenden Zellenvermehrung, die auf dem Wege der Karyokinese zu Stande kommt.

3) Die Karyokinese findet auch bei Reizzuständen in den fixen Hornhautzellen und unter physiologischen Verhältnissen in den Sehnen der Embryonen von Säugethieren (Schweinen, Kaninchen und Rindern) statt.

4) Die alten Sehnenfasern nehmen an der Verwachsung keinen Antheil.

5) Die Fasern des neugebildeten Ersatzgewebes entstehen aller Wahrscheinlichkeit nach aus den Zellen und wachsen zwischen die alten Sehnenfasern hinein.

6) Obgleich das Ersatzgewebe histologisch mit dem normalen Sehnengewebe fast völlig identisch ist, besitzt es jedoch die physiologischen Eigenschaften des Narbengewebes, folglich findet

7) eine Regeneration von Sehnengewebe im engeren Sinne des Wortes nicht statt.

Erklärung der Figuren auf Tafel XXVII B.

Fig. 1, 2, 3. Fixe Sehnenzellen mit karyokinetischen Kernen in verschiedenen Phasen aus der unmittelbaren Umgebung einer Incisionswunde.

Fig. 4. Fixe Hornhautzelle mit karyokinetischem Kern aus der Umgebung einer Incisionswunde (Kaninchen).



Fig. 5. Stück der Hornhaut eines Kaninchens. Eine Incisionswunde ist mit jungen Zellen (d) gefüllt. In der Nachbarschaft mehrere Zellen mit Karyokinese (a, b, c), von denen eine, a, sicher als eine fixe Hornhautzelle angesprochen werden muss. e, e unveränderte Hornhautzellen.

Fig. 6. Längsschnitt von einer Sehne 5 Monate nach einer Incision derselben, Kaninchen, die dunklere Partie ist das neugebildete Ersatzgewebe.

Fig. 7. Kaninchensehne, 5 Wochen nach einer Incision, Grenzgebiet zwischen der alten Sehnenpartie (a) und dem Ersatzgewebe (b); die Bündel des einen sind zwischen die des andern hineingeschoben.

(Aus dem anatomischen Institute in Strassburg.)

Bemerkungen über die Entwicklung der Nebenniere.

Von

Dr. J. Janošik.

Hierzu Tafel XXVII A.

Bei meinen Untersuchungen über die Entstehung der Geschlechtsdrüsen bei Säugethieren und Vögeln habe ich bald die Erfahrung gemacht, dass nicht eine jede Hervorragung im Bereiche des Keimepithels für die Anlage der Geschlechtsdrüse anzusehen ist, sondern dass jene Prominenz, welche dicht der Spitze jenes Winkels anliegt, den der Wolff'sche Körper mit dem Mesenterium bildet, als die erste Anlage der Nebenniere zu betrachten ist.

Ich will in Nachstehendem kurz einige Stadien der Entwicklung der Nebenniere bei Schweins-, Kaninchen- und Katzenembryonen schildern und dann auch einiger Befunde bei Vögeln gedenken.

Bei Schweinsembryonen von 2,5 cm Körperlänge, bei denen der Müller'sche Gang noch nicht angedeutet war, finde ich die erste

Spur der Nebennierenanlage. Sie erscheint hier als eine leichte Hervorragung an der medialen Seite des Wolff'schen Körpers und zwar ganz dorsal gelegen, dicht jener Stelle anliegend, von welcher das Mesenterium abgeht. Das Epithel ist an dieser Hervorragung viel mächtiger entwickelt, als an irgend einer anderen Stelle im Bereiche der Ausbreitung des Keimepithels. Die Epithelzellen zeigen deutliche Proliferation dorsal und etwas medial gegen die Aorta zu, so dass die Zellmasse, welche jene erwähnte Hervorragung bildet, als Abkömmling des Keimepithels anzusehen ist. Die Zellen, welche ihren Ursprung von den Epithelzellen genommen haben, sind leicht von denen der Umgebung zu unterscheiden, da die Kerne derselben sich sehr intensiv färben, ebenso wie die Kerne der Epithelzellen. Denselben Charakter zeigen auch jene Zellen, welche mehr ventral und lateral gelegen sind an jener Stelle, an welcher sich später deutlich die Anlage der Geschlechtsdrüse zeigt. Diese, ebenfalls Abkömmlinge des Keimepithels, sind in diesem Stadium etwas sparsamer vorhanden, als jene Zellen, welche die Anlage der Nebenniere bilden. Beide Zellmassen hängen aber continuirlich mit einander zusammen. Der Zusammenhang ist nur von Strecke zu Strecke durch Blutgefässe unterbrochen. Die Zellmasse, welche die Anlage der Nebenniere bildet, ist keine gleichmässig starke Leiste, welche dem Peritonealepithel anliegt und mit ihm innigst verbunden ist, sondern sie ist an einzelnen Stellen viel mächtiger als an anderen. Die Anlage der Nebenniere ist auf beiden Seiten von gleicher Beschaffenheit und bildet in diesem Stadium noch keinen unpaaren, vor der Aorta gelegenen Theil. Vom Sympathicus oder von ihm abstammenden Nerven kann ich in diesem Stadium noch nichts entdecken.

Bei einem Schweinsembryo von 2,7 cm Körperlänge, bei welchem der Anfang des Müller'schen Ganges eben angedeutet war, derselbe aber noch an keiner Stelle als abgeschlossener Canal erschien, finde ich die Verhältnisse, wie folgt:

Die Anlage der Nebenniere sehe ich weiter kopfwärts reichen, und zwar um ein Bedeutendes weiter als das obere Ende des Müller'schen Ganges, oder eigentlich der ersten Anlage desselben. An ihrem vorderen Theile, also jenem, welcher kopfwärts liegt, hängt die Nebennierenanlage unmittelbar mit dem Peritonealepithel zusammen, so wie auch mit jener Zellmasse, welche die Anlage der Geschlechtsdrüse bildet, welche letztere etwas mehr caudalwärts

liegt, als das vordere Ende der Nebenniere. Die Verbindung mit dem Peritonealepithel besteht etwa bis in die Gegend, wo der Anfang des Müller'schen Ganges zu sehen ist. Von da angefangen weiter caudalwärts tritt dieser Zusammenhang nicht wieder auf, jener aber mit der Anlage der Geschlechtsdrüse ist noch eine Strecke weit caudalwärts vorhanden, hört aber auch bald auf.

Bei näherer Betrachtung ist die Zellmasse der Nebenniere deutlich gegen das umgebende Gewebe abgegrenzt, mit Ausnahme jener erwähnten Verbindungen. Die Zellen scheinen eine lappige Anordnung zu zeigen und an manchen Stellen macht es sogar den Eindruck, als wären die einzelnen Läppchen nur Querschnitte ganz schmaler Kanälchen, denn die Zellen stehen auch radiär angeordnet.

Die einzelnen Läppchen sind durch spärliches Bindegewebe von einander getrennt. Das Bindegewebe besteht aus spindelförmigen Zellen mit etwas ovalen Kernen, welche, sowie auch das benachbarte Gewebe, im Gegensatz zu den Nebennierenzellen sich nur wenig färben.

Die Lappung ist mehr caudalwärts noch deutlicher, da die Nebennieren hier geradezu in mehrere ganz selbständige Zellhaufen zerfallen, welche von einander in einem Querschnitte durch Bindegewebe und Blutgefässe völlig getrennt erscheinen. Durch Vergleichen der aufeinander folgenden Schnitte kann man leicht den Zusammenhang derselben unter einander nachweisen.

Je mehr man gegen das Caudalende kommt, desto näher treten diese beiden lateralen Nebennierenanlagen aneinander, bis man sie an Querschnitten, an welchen die Geschlechtsdrüse den grössten Vorsprung gegen die Peritonealhöhle zeigt, sich in der Mitte vor der Aorta vereinigen sieht. So vereinigt kann man sie noch auf einigen Schnitten verfolgen, dann verschwindet die ganze Anlage.

Von der Anlage der Nebennieren sehe ich in diesem Stadium Stränge von dichterem Bindegewebe dorsal ziehen, welche auch den Wolff'schen Körper an seiner medialen Seite abgrenzen.

Diese Bindegewebsstränge finde ich an allen Querschnitten der ganzen Länge der Nebenniere nach; ebenso finde ich sie aber auch in der ganzen Länge des Wolff'schen Körpers, und dieses ist auch mit ein Grund, welcher den sich aufdrängenden Gedanken, dass das vielleicht Nerven wären, unwahrscheinlich macht.

Der Sympathicus ist in diesem Stadium nur in seiner ersten Andeutung zu sehen.

Bei einem Schweinsembryo von 2,8 cm Körperlänge, bei dem der Müller'sche Gang nur auf einigen Schnitten als abgeschlossener Kanal vorhanden ist, ändern sich die Verhältnisse im Vergleich mit dem früheren Stadium. Der Zussmmenhang der Nebennierenanlage mit dem Peritonealepithel ist nicht mehr vorhanden, jener mit der Geschlechtsdrüse besteht noch, ist aber viel häufiger durch Gefässe unterbrochen und auch durch das Auftreten der Vena vertebralis posterior nach Rathke, welche mehr medial und ventral liegt und die meisten Venen vom Wolff'schen Körper aufnimmt. Die Nebenniere zeigt auch in ihrem vorderen Theile eine Lappung. Der Charakter der Zellen bleibt derselbe.

Der Sympathicus ist deutlicher entwickelt und auch die Ganglien kann man als leichte Anschwellungen unterscheiden. Ob von den Ganglien Nerven gegen die Nebenniere in jenem verdichteten dorsal von der Nebennierenanlage sich hinziehenden Gewebe verlaufen, kann ich nicht entscheiden, halte es aber für sehr unwahrscheinlich, denn ich vermag da nichts zu sehen, was ich als Nerven bezeichnen könnte. Die Spinalnerven sind schon in früheren Stadien ganz sicher nachweisbar.

Bei einem nur wenig älteren Schweinsembryo finde ich deutliche Nerven vom Sympathicus in jenes Gewebe treten und schon die Anfänge des Plexus solaris bilden. Dieses dichtere Gewebe, welches nun Nerven führt, tritt in nähere Beziehung zur Nebenniere, ohne aber eine Abgrenzung zwischen der Cortical- und Medullarsubstanz hervorzurufen, sondern es verliert sich ganz gleichmässig zwischen den Läppchen oder Strängen der Nebenniere. Solche dichteren Zellzüge sehe ich auch in den Wolff'schen Körper eintreten.

Caudalwärts treten beide lateralen Nebennierenanlagen zusammen.

Bei Kaninchenembryonen finde ich dieselben Verhältnisse, wie ich dieselben soeben bei Schweinsembryonen geschildert habe. Das jüngste Kaninchenembryo, bei dem ich deutlich die Anlage der Nebenniere vorfinde, war 11 Tage alt, also jenes Stadium etwa, wie es Mitsukuri[1]) in seiner Fig. 3 abbildet. Nur finde ich centrale

1) Mitsukuri, On the developm. of the Suprarenal Bodies in Mammalia. Studies from the morphol. labor. in the University of Cambridge. 1882.

Zellen, die Mitsukuri als Anlage der Nebenniere beschreibt, viel dichter und näher dem Peritonealepithel anliegend, ja mit diesem untrennbar verschmolzen. Mitsukuri gibt selbst an, dass die Abgrenzung gegen die Umgebung dorsal eine ziemlich deutliche sei, wogegen ventral eine solche nicht existire. Das stimmt nun ganz mit meiner Beobachtung überein, nur dass ich die Zellen der Nebennierenanlage direct vom Peritonealepithel abstammen sehe, wogegen Mitsukuri ihnen nur „mesoblastischen Ursprung" gibt.

Bei einem Kaninchenembryo von 14 Tagen sehe ich auf einem und demselben Querschnitte die Geschlechtsdrüse und die Nebenniere, beide in der innigsten Beziehung zu einander. Das Gewebe der Geschlechtsdrüse geht ohne Grenze in jenes der Nebenniere über. Die Nebenniere zeigt schon in diesem Stadium an ihrem medialen Rande eine Lappung.

Vom Sympathicus, welcher in diesem Stadium schon deutlich zu sehen ist, so wie auch seine Ganglien, finde ich auf keinem Schnitte der vollständigen Serie Fasern gegen die Nebenniere zu verlaufen. Caudalwärts treten beide lateralen Nebennieren zu einer unpaaren, medialen zusammen.

Einen Nervenstamm in der unmittelbaren Nähe der Nebenniere finde ich bei einem Kaninchenembryo von 2,5 cm Körperlänge. Von diesem Nervenstamme sehe ich keine Fasern in die Nebenniere eintreten. An jener Stelle, wo der Plexus solaris gebildet wird, sehe ich ganz abgeschnürte Nebennierenläppchen zwischen diesem Nervennetze liegen, wie solche accessorische Nebennieren Rokitansky[1]) an diesen Stellen beschreibt. An diesen Stellen ist es nun schwer zu sagen, ob Nerven in die Nebenniere eintreten oder nicht. Jedenfalls bilden sie nichts, was man für die Anlage der Medullarsubstanz der Nebenniere ansehen müsste und was sich als solches erweisen würde.

Histologisch besteht die Nebenniere in diesem Stadium der Hauptmasse nach aus grossen, protoplasmareichen Zellen, welche einen grossen runden Kern besitzen. Bei näherer Betrachtung sieht man die mehr peripher gelegenen Zellen etwas weniger reich an Protoplasma als diejenigen, welche mehr gegen die Mitte der Nebenniere sich befinden. Sie stehen auch dichter bei einander als die grossen, welche die Mitte einnehmen, beide gehen aber in

1) Rokitansky, Pathol. Anatomie. 3. Aufl. III.

einander über. Beide betheiligen sich, in unregelmässiger Anordnung neben einander stehend, an der Bildung von Zellsträngen, nur sind eben die kleineren näher an der Peripherie gelegen. Das Protoplasma sämmtlicher Nebennierenzellen ist granulirt und zeigt einen Stich in's Gelbbraune. Dieser Charakter tritt hauptsächlich bei den grösseren Zellen in den Vordergrund.

Die Zellstränge sind so angeordnet, dass jene, welche näher der Peripherie liegen, meist, aber nicht immer, mit ihrer Längsachse senkrecht zur Peripherie gestellt sind, jene, welche mehr in der Mitte liegen, zeigen an Querschnitten die verschiedensten Bilder. Diese Zellstränge sind durch Bindegewebe und Blutgefässe von einander getrennt. Beide letzteren sind in der Mitte reichlicher vorhanden als an der Peripherie.

Die ganze Nebenniere ist deutlich durch Bindegewebe, welches concentrisch um dieselbe gelagert ist, so zu sagen eine Kapsel bildet, von der Umgebung getrennt.

Eine Trennung der Cortical- und Medullarsubstanz ist in diesem Stadium noch nicht möglich, weder durch die Form und Grösse der Zellen oder ihre Pigmentirung, noch durch die Lage und Form der Zellstränge.

Bei einem Embryo von 18 Tagen scheint mir die erste Sonderung der Cortical- und Medullarsubstanz aufzutreten, indem sich die peripheren Stränge mit ihrer Längsachse mehr senkrecht zur Peripherie stellen, die Zellen an der Peripherie kleiner bleiben und dichter nebeneinander liegen, als jene der centralen Partie. Die Zellen der Mitte zeigen deutlicher eine gelbe Färbung. Letztere sehe ich nur an Zellen von Präparaten, welche in Müller'scher Flüssigkeit conservirt waren. An Präparaten aus Pikrinsäure oder Chromsäure finde ich keine solche Färbung.

Bei Katzenembryonen finde ich im wesentlichen dasselbe. Bei einem Embryo von 3,3 cm Körperlänge sehe ich Nerven in die Substanz der Nebenniere eintreten. Sie stammen von den Nervi splanchnici, geben aber keinen Anlass zu einer Sonderung der Nebennierensubstanz, wie solche an den Bildern von Mitsukuri gezeichnet ist. In diesem Stadium ist noch keine Trennung in die zwei Zonen vorhanden.

Aus dem eben Gesagten geht hervor, dass die Nebenniere ihren Ursprung vom Peritonealepithel nimmt, und zwar im innigsten Zusammenhange mit der Anlage der Geschlechtsdrüse, mit welcher

sie ziemlich lange in Zusammenhange bleibt und dann zunächst durch Blutgefässe, speciell die Vena vertebralis posterior und in dieselbe einmündenden Venen vom Wolff'schen Körper, ausser Zusammenhang mit der Geschlechtsdrüse gebracht wird.

Der Wolff'sche Körper reicht in den Anfangsstadien höher hinauf als die Nebennierenanlage. Später liegt er mehr caudalwärts.

Kein Theil der Nebenniere nimmt bei den Säugethieren seinen Ursprung vom Sympathicus, wie es Balfour[1]) und früher Leydig[2]) für die Elasmobranchier, M. Braun[3]) für Reptilien und Kölliker[4]) für Vögel und Säugethiere, und Mitsukuri (l. c.) für Säugethiere angeben.

Kein Theil entwickelt sich von der Adventitia der Vena cardinalis oder ihrer Aeste, wie es von Brunn[5]) für das Hühnchen, Braun (l. c.) für die Reptilien angibt. Die Lage ist, wie oben hervorgehoben wurde, erst in späteren Stadien eine solche, dass die Nebenniere dicht der dorsalen Wand der Vena vertebralis anliegt. Nach dem, was ich gesehen habe, bei Säugethieren und (in Anfangsstadien) bei Vögeln (speciell Wachtel und Taube), kann ich sagen, dass die erste Anlage ihren Ursprung vom Peritonealepithel nimmt und dass sich allein aus diesen Zellen die Zellen der Nebenniere, das Bindegewebe, Blutgefässe und Nerven ausgenommen, entwickeln.

Bei den Vögeln wird die Verbindung mit dem Peritonealepithel und auch der Zusammenhang mit der Geschlechtsdrüse sehr zeitig aufgehoben, durch das früher erwähnte Auftreten der Vena vertebralis. Wie die Entwickelung bei den Vögeln weiter sich gestaltet, habe ich nicht Gelegenheit gehabt zu untersuchen.

Gottschau[6]) kommt durch seine Untersuchungen, welche er

---

1) Balfour, Elasmobranch Fishes. London 1878 und: Vergleichende Embryologie. 1881.

2) Leydig, Rochen und Haie. Leipzig 1852.

3) M. Braun, Bau und Entw. der Nebennieren bei Reptilien. Arbeiten aus d. zool.-zoot. Institut, Würzburg. 1879.

4) Kölliker, Entwickelungsgesch. d. Menschen u. d. h. Thiere. 1879.

5) A. von Brunn, Ein Beitr. z. Kenntniss d. feinen Baues und d. Entwickelung der Nebennieren. Arch. f. mikrosk. Anat. 1872.

6) Gottschau, Ueber die Nebennieren der Säugethiere, spec. über die des Menschen. Sitzungsber. d. Würzb. Phys.-med. Gesellsch. 1882.

beim Menschen und bei verschiedenen Thieren angestellt hat, zu dem Schlusse, dass wohl die Nebenniere im Zusammenhange mit dem Nervensysteme zu stehen scheine, dass aber die Marksubstanz nicht als nervöses Element aufzufassen sei, sondern dass sie ein ähnliches Gebilde wie die Rindensubstanz ist. Damit stehen die Resultate meiner Untersuchungen im vollen Einklange, da ich die Marksubstanz und Corticalsubstanz direkt von den gleichen Zellen abstammen sehe.

Physiologisch bringt Gottschau (l. c.) die Nebenniere in Beziehung mit den Sexualorganen, besonders beim Weibchen. Auch soll nicht unerwähnt bleiben, dass bereits Creighton[1]) Aehnlichkeiten hervorhebt, welche zwischen den Rindenzellen der Nebennieren und den Zellen geschrumpfter Ovarialfollikel bestehen, während die Zellen des Nebennierenmarkes denen der corporu lutea (beim Schwein) gleichen sollen.

Höchst interessant ist in dieser Beziehung der jüngst mitgetheilte Befund Marchand's[2]). Im Ligamentum latum von Kindern, meist an dessen freiem Rande, in unmittelbarer Nähe des Ovariums, beschreibt er kleine gelbe Körperchen, welche zwischen den Blättern des Ligamentum gelagert sind. Sie kommen ziemlich häufig vor. Der Bau dieser Knötchen ist derselbe, wie der Bau der kleinen Knötchen, welche häufig an der Oberfläche der Nebenniere sich vorfinden. Sie bestehen nur aus Nebennieren-Rindensubstanz. Die Medullarsubstanz fehlt und an ihrer Stelle sind grössere Blutgefässe, welche mit dem ovarialen Venenplexus zusammenhängen. Die Erklärung dieser Dislocation findet er gerade in der Beziehung zur Vena spermatica interna, in deren Nähe sich die Nebenniere befindet, und mit dem Tieferrücken des ganzen Geflechtes sei es nun leicht möglich, dass einzelne Theile in das Ligamentum latum zu liegen kämen. Er bemerkt, dass nach Stannius[3]) die Nebennieren dauernd in naher Beziehung zu den Geschlechtsdrüsen bleiben.

Der Befund Marchand's lässt sich nach dem, wie ich die

---

1) Creighton, C. A., Theorie of the homologie of suprarenals, based on observations. The journal of anatomy and physiologie. Vol. 13. 1878.

2) Marchand, Ueber accessorische Nebennieren im Ligamentum latum. Virchow's Archiv. Bd. XCII. 1883.

3) Stannius, Handbuch der vergl. Anatomie. 2. Aufl. II.

erste Anlage der Nebenniere eben beschrieben habe, sehr leicht erklären und es wäre auch möglich, dass auch Nebennierenreste in nächster Nähe des Hodens gefunden werden könnten. Beide Beobachtungen, die von Marchand und mir, unterstützen somit einander.

Die schon frühzeitig eintretende Trennung der Nebennieren von den Geschlechtsdrüsen beim Embryo kommt ausser durch das früher Erwähnte durch die Entwicklung der bleibenden Niere zu Stande, welche beide Gebilde auseinander drängt.

Erklärung der Abbildungen auf Tafel XXVII A.

Fig. 1. Schweinsembryo 2,5 cm Körperlänge. Zeigt die erste Anlage der Nebenniere (Nn) und der Geschlechtsdrüse (Gd) und den Zusammenhang beider.
a = Aorta; vc = Vena cardinalis: WG = Wolff'scher Gang; WK = Wolff'scher Körper; Gl = Glomerulus; m = mesenterium.

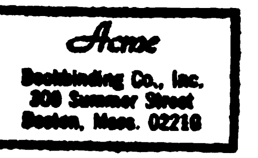
Fig. 2. Katzenembryo 3,3 cm Körperlänge. Eintritt von Nervenfasern (nf) in die Nebenniere (Nn).
ggz = grosse, gelbe Zellen; Nnk = Nebennierenkapsel; n = Nerv.

Fig. 3. Kaninchenembryo 3,4 cm Körperlänge.
p = periphere Zellstränge; i = innere Zellstränge, in denen beide Arten von Zellen beisammen liegen, die kleineren mit wenig Protoplasma und die grösseren mit reichlichem Protoplasma und hellem Kerne.

Fig. 4. Katzenembryo 2,5 cm Körperlänge. Totalansicht von vorne, um die Lage der Nebenniere (Nn), der Geschlechtsdrüse (Gd) und des Wolff'schen Körpers (WK) zu zeigen.
ost = ostium abdom. des Müller'schen Ganges (Mg); WG = Wolff'scher Gang.

Fig. 5. Katzenembryo 3,3 cm Körperlänge. Schnitt bei schwacher Vergrösserung, um das Verhältniss der Niere (n) zur Nebenniere (nn), Geschlechtsdrüse (Gd) und Wolff'schen Körper (WK) zu zeigen.
Mg = Müller'sche Gang.

Universitäts-Buchdruckerei von Carl Georgi in Bonn.


Acme
Bookbinding Co., Inc.
300 Summer Street
Boston, Mass. 02210

